ANNÉE — VIIIe SÉRIE. 42/160 T. XII. N°s 1 à 4

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CONTENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XII. — N°s 1 à 4.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1900

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en mai 1900.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XI sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à IX sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume . . . . 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XII

PARIS
MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1900

RECHERCHES

SUR

LES LENTICELLES

ÉTUDE SUR LES CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES DE L'ACCROISSEMENT ET DE LA DIFFÉRENCIATION DE LA CELLULE ET DES TISSUS

Par M. H. DEVAUX

INTRODUCTION

Tous les observateurs attentifs ont été frappés de voir les corrélations intimes, anatomiques et physiologiques, qui existent dans l'ensemble du corps d'un être vivant, d'une part avec le milieu extérieur, d'autre part entre les diverses parties de l'être lui-même. Ainsi, par exemple, on provoque sur une plante quelconque le départ de certains bourgeons en supprimant la transpiration des feuilles situées au-dessous. Mais on peut faire aussi végéter ces bourgeons en supprimant la pousse principale. Il existe donc au milieu de la plante un état d'équilibre particulier entre les divers organes ; si cet équilibre est rompu quelque part, les autres organes s'en ressentent aussitôt.

Des observations et des recherches intéressantes ont été faites dans ce sens en ces dernières années. Il m'a semblé trouver dans les lenticelles des organes très simples et très sensibles à ces mêmes actions ou variations. C'est pourquoi j'ai entrepris d'en faire une étude étendue, destinée à augmenter ou à préciser nos connaissances, non pas seulement sur l'histoire particulière de ces petits organes, mais

encore sur les phénomènes de corrélation dont je viens de parler.

Toutefois, l'étude des lenticelles présente un intérêt plus grand encore, dû aux indications précises qu'elle apporte sur le rôle de l'eau dans l'accroissement de la cellule et des tissus, et dans les différenciations de la paroi cellulaire. Des recherches étendues ont déjà été faites à cet égard par plusieurs auteurs; mais les actions observées avaient porté sur l'ensemble complexe des organes d'une plante entière. Ici, au contraire, l'étude est faite sur des portions étroites de tissus, à structure simple, et il est beaucoup plus facile d'examiner et de préciser les modifications observées et leurs facteurs.

L'étude des lenticelles, indépendamment de l'intérêt particulier et direct qu'elle présente, m'a donc paru dévoiler et préciser, pour les cellules et pour les tissus, quelques-unes des relations intimes qui existent entre l'évolution morphologique et les conditions physiologiques de cette évolution.

L'étendue un peu considérable de ce mémoire trouve ainsi sa justification.

CRITIQUE HISTORIQUE

L'histoire de l'étude des lenticelles pourrait être prise comme exemple des entraves que peuvent apporter à la connaissance de la réelle nature des choses les idées préconçues à leur sujet. Tous les auteurs qui ont étudié ces formations se sont préoccupés de *la fonction* particulière qu'elles sont appelées à remplir dans la plante, et ils ont été presque tous amenés à définir *leur nature* d'après cette fonction (1). Guettard (**1**) les considérait comme des glandes, de Candolle (**4**) comme des bourgeons spéciaux annonçant et préparant la sortie des racines, Unger (**10**) comme des ébauches

(1) Voy. l'*Index bibliographique*, p. 227. Les numéros écrits en chiffres gras, à la suite du nom de chaque auteur, s'y rapportent.

d'organes reproducteurs tendant à donner des cellules libres analogues aux spores. Enfin Dupetit-Thouars (3) leur donne le nom de pores corticaux, voulant exprimer par là qu'elles sont *destinées* à entretenir une communication entre l'air extérieur et l'intérieur de l'écorce. Agardth (5) se rangea au même avis, et cette opinion devint bientôt l'opinion régnante, surtout à la suite du mémoire fondamental de Stahl (15), qui les regarde comme des *ouvertures du périderme*, si bien qu'aujourd'hui l'opinion classique, universellement admise, est celle-ci : « Les lenticelles sont des pores de l'écorce âgée, des plages poreuses du périderme : elles ont pour but et pour raison d'être les besoins d'échanges gazeux des axes ligneux qui ont acquis un périderme. » L'idée de finalité domine entièrement ici, comme dans bien d'autres domaines plus importants de la science.

Il est intéressant de voir, d'autre part, comment l'étude progressivement plus attentive des lenticelles a forcé les auteurs à exprimer simplement ce qu'ils voyaient, malgré leurs idées préconçues. De Candolle (4), en substituant au terme de *glandes lenticellaires*, dû à Guettard (1), celui de *lenticelles*, a exprimé simplement la forme de ces organes : ce nom est resté avec juste raison. Unger (10) a reconnu ensuite qu'elles apparaissent sous les stomates, et ce fait important a été de plus en plus généralisé, tandis que tomba la notion théorique des lenticelles représentant des ébauches d'appareils reproducteurs asexués. Hugo Mohl (9) a établi leurs rapports avec le périderme d'une part, avec le parenchyme cortical d'autre part, et son étude nous a valu la première anatomie sérieuse qu'on ait faite des lenticelles. Trécul (14) a généralisé et précisé ces faits : « Les lenticelles, dit-il, naissent toujours, sous un stomate, aux dépens des éminences prolenticellaires reconnues par Unger. Ce ne sont pas pourtant de simples productions subéreuses locales comme le pensait Mohl, car elles apparaissent sous des régions de l'épiderme mortes ou en train de mourir ; » leur liège serait ainsi un liège cicatriciel.

Mais Stahl (**15**) montra bientôt qu'il se forme aussi des lenticelles sans aucun rapport avec les stomates, dans les tiges de plantes diverses. Le fait était du reste évident, depuis le jour où Germain de Saint-Pierre (**11**), puis Gibelli (**13**) avaient signalé l'existence de lenticelles sur les racines, puisque ces organes n'ont jamais de stomates. Stahl généralisa le fait, et établit ainsi une deuxième origine des lenticelles. L'étude du développement lui montra aussi que la lenticelle doit sa formation et sa structure spéciale à une croissance *continuelle* qui s'y effectue indéfiniment, grâce à une couche génératrice profonde. Cette « *couche de rajeunissement* » donne tantôt des cellules arrondies plus ou moins séparées qu'il appelle des *cellules comblantes*, tantôt des cellules serrées, formant en travers de la lenticelle des lames, qu'il appelle *raies intermédiaires* et *couches de fermeture*. Ce développement profond refoule et dissocie sans cesse les cellules extérieures, qui se dessèchent au contact de l'air, et donnent de part et d'autre de la lenticelle deux bourrelets subéreux en forme de lèvres.

Les faits établis par Stahl représentent un tableau si complet du développement et de la structure des lenticelles, que son travail est resté classique ; il marque en effet l'étape le plus importante dans l'étude de ces organes. Et nous devons remarquer que cette étape fut parcourue grâce à l'étude anatomique attentive des lenticelles et malgré les idées préconçues de Stahl. Car Stahl avait au moins deux idées préconçues en faisant son étude. Il croyait avec Hugo Mohl à la nature péridermique des lenticelles. Il croyait aussi qu'elles existent en vue d'un but, d'un rôle à remplir. Grâce à la première idée, il considère les cellules comblantes comme subérifiées, quoique tardivement. Grâce à la seconde, il exprime la seule définition qu'il ose donner des lenticelles : « Ce sont, dit-il, des plages *poreuses du périderme.* » Cette idée se trouve si bien ancrée dans son esprit qu'il attribue aux « *raies intermédiaires* », c'est-à-dire aux couches formées dans le courant de l'année, le rôle singulier de

maintenir en place la masse mouvante des cellules comblantes, sans détruire la porosité (**15**, p. 597).

Son élève, Klebahn (**30** et **31**), a complètement adopté les idées de son maître. Mais il a montré pourtant que les cellules comblantes ne sont jamais subérifiées. Croyant néanmoins à leur nature péridermique, il les compare à cause de cela au *phelloide* de Von Höhnel (**23**), et leur donne le nom de *choriphelloide* (c'est-à-dire de liège non subérifié poreux). C'était un nouveau fait établi malgré les idées préconçues. Mais il s'appuie sur un autre fait pour y trouver une confirmation du rôle des lenticelles. Il reconnaît qu'aucune différence fondamentale n'existe entre les *couches de fermeture*, et les *raies intermédiaires*; les unes et les autres représentent du liège subérifié, mais c'est, dit-il, un *liège poreux*. Les lenticelles seraient dès lors toujours ouvertes, il leur donne le nom de *pores corticaux*. C'était aller trop loin comme nous le verrons.

Un assez grand nombre d'autres auteurs se sont occupés des lenticelles, mais non pas directement au point de vue de la nature morphologique de ces organes. Les recherches des uns ont porté sur la répartition des lenticelles, sur leur présence sur certains organes, ou dans certains groupes de plantes; nous en parlerons plus loin. Les recherches des autres ont porté sur les échanges gazeux qui s'opèrent à travers ces lenticelles, nous ne les citerons qu'occasionnellement dans ce travail.

Si nous cherchons maintenant à jeter un coup d'œil d'ensemble sur les faits établis par toutes les recherches qui ont eu les lenticelles pour objet, nous voyons que deux au moins de ces faits ont été négligés, et sont à peu près passés sous silence dans les descriptions classiques (1). Le premier est la formation de lenticelles au point d'où va sortir une racine adventive. De Candolle (**4**) avait cru établir

(1) Il en existe un troisième fort important, l'hypertrophie sous l'eau observée par de Candolle, nous y reviendrons (Voy. 2e partie, *Physiologie*, p. 129).

et généraliser le fait ; Hugo Mohl (**6**) montra que la généralisation était fausse et prétendit qu'il ne s'agissait toujours que d'un accident fortuit. Nous verrons plus loin ce qu'il en est.

Le second fait négligé est celui qu'a établi Trécul (**14**), la *cicatrisation*, qui s'opère par une subérification locale sous l'épiderme et le stomate en train de dépérir. Trécul, il est vrai, n'a établi le fait que pour les jeunes lenticelles, et d'une manière assez approximative, mais l'idée fondamentale (sinon le mot) n'en est pas moins exprimée et méritait d'être retenue. Nous verrons en effet que, par l'extérieur, la lenticelle possède une région véritablement cicatricielle. Mais nous verrons d'autre part que, par ses parties profondes, elle se renouvelle constamment en développant un tissu très méatifère, comme l'ont établi les recherches de Unger (**10**), de Mohl (**9**) et surtout de Stahl (**15**) et de Klebahn (**30**), et qu'enfin elle naît en des places le plus souvent déterminées d'avance. Cet ensemble de caractères montre que les lenticelles sont des organes parfaitement définis, ayant une anatomie propre, et qu'il n'est ni utile, ni légitime, de définir par les fonctions qu'elles peuvent remplir dans les échanges gazeux, ni par leur ressemblance avec le périderme. De telles définitions risquent pour le moins de n'exprimer qu'une portion des caractères des lenticelles, en négligeant les autres.

Du reste, les lenticelles possèdent aussi une physiologie propre, qui domine entièrement leur évolution, qui explique par conséquent leur structure morphologique avec ses variations. Cette physiologie spéciale permet de comprendre pourquoi et comment les lenticelles sont des organes d'échanges gazeux ; le rôle important de ces organes dans la physiologie générale de la plante est ainsi ramené à n'être plus qu'un simple *résultat*, il cesse d'être le but et la raison d'être des lenticelles.

PLAN D'ÉTUDE

Ce travail est divisé en deux parties, *Morphologie* et *Physiologie*. La première partie traite de la répartition et de la grandeur des lenticelles, de leur structure, de leur origine, enfin de leur évolution morphologique. Elle comprend quatre chapitres.

La deuxième partie traite aussi en quatre chapitres de la physiologie propre de la lenticelle. Elle comprend la porosité lenticellaire, l'influence des actions extérieures, et celle des actions internes, puis la physiologie de l'accroissement de la lenticelle. Enfin deux chapitres de cette seconde partie sont consacrés à une étude sur la nature et sur les fonctions des lenticelles, et un dernier chapitre résume l'ensemble du mémoire.

C'est volontairement que la fin de cette étude a été restreinte aux rapports qui existent entre la physiologie propre des lenticelles et les fonctions générales qu'elles remplissent. J'ai au contraire donné une étendue assez notable à l'étude morphologique et physiologique de l'accroissement et de l'évolution de la lenticelle, à cause des lumières particulières que cette étude apporte sur les conditions physiologiques de l'accroissement et de la différenciation de la cellule et des tissus. (Voy. la table des matières.)

Les recherches concernant ce travail ont été faites en grande partie dans mon laboratoire de la Faculté des sciences, à Bordeaux. Plusieurs dénombrements de lenticelles et des études de porosité ont été aussi effectués à Fontainebleau, au Laboratoire de biologie végétale, en automne 1897. Je prie M. Gaston Bonnier d'agréer mes remerciements pour son hospitalité et pour les encouragements précieux qu'il n'a cessé de me prodiguer.

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE

CHAPITRE PREMIER

RÉPARTITION ET GRANDEUR DES LENTICELLES

I. — Distribution des lenticelles dans le règne végétal.

Les lenticelles ont été rencontrées non seulement chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, mais aussi chez les Monocotylédones et les Cryptogames vasculaires. On les a trouvées non seulement sur la tige et ses ramifications, mais aussi sur la racine, sur beaucoup de pétioles, sur les pédoncules floraux et fructifères, sur certains fruits. Elles se forment également aux dépens des parenchymes primaires et des parenchymes secondaires ou tertiaires. Les lenticelles sont donc des organes très largement représentés dans la série des plantes vasculaires et de leurs organes.

Toutefois, elles n'existent en abondance et d'une manière vraiment habituelle que sur les tiges et les racines des plantes qui présentent normalement des formations secondaires, c'est-à-dire chez les Dicotylédones et les Gymnospermes. Les Dicotylédones herbacées sont généralement regardées comme dépourvues de lenticelles ; cependant j'ai reconnu qu'elles y existent très souvent, surtout sur les parties souterraines. En revanche, parmi les Dicotylédones ligneuses, les *Clematis* et les *Rubus* paraissent en manquer toujours, et les *Vitis* n'en ont que des ébauches bientôt avortées (sauf *Vitis rotundifolia*), tandis que d'autres plantes,

telles que les *Cornus*, ont, soit des ébauches avortées, soit de vraies lenticelles. Une revue rapide des plantes et des organes présentant ou ne présentant pas de lenticelles, peut dès lors présenter quelque intérêt.

1° *Cryptogames vasculaires.* — Dès 1836, Unger (**10**), citant Martins et Mohl (**6**), signalait diverses fougères arborescentes comme portant des fossettes, remplies de cellules brunes desséchées, et assimilait ces fossettes aux lenticelles (*Alsophila* divers, *Chnoophora excelsa*, *Didymochlœna sinuosa*). Harting (**44**), en 1853, puis Costerus (**17**), en 1875, confirmèrent cette opinion par des études anatomiques sur les lenticelles de la tige et des pétioles d'*Angiopteris*.

Enfin Müller (**19**) montra que ces formations étaient assez répandues sur les pétioles des grandes fougères au moins dans deux familles des Filicinées, les Cyathéacées (*Alsophila*, *Cyathea*, *Dicksonia*) et Marattiacées (*Angiopteris*, *Marattia*).

D'après Klebahn, il ne s'agirait dans tous ces cas tout au plus que d'ébauches de lenticelles (**31**, p. 561).

2° *Monocotylédones.* — Soupçonnées par Trécul (**14**, p. 18) et par Stahl (**15**, p. 616) les lenticelles des Monocotylédones furent étudiées en 1875 par Costerus (**17**, p. 387) sur les racines de *Philodendron Selloum*. L'auteur poursuivit ses recherches, et reconnut qu'elles existent assez communément sur la racine de diverses espèces du genre *Philodendron*, ainsi que sur d'autres Aroïdées (*Tornelia*, *Anthurium*). Müller (**19**, p. 12), confirma ces résultats et signala aussi l'existence des lenticelles sur les *Dracæna*, c'est-à-dire sur des *Liliacées*. Tout récemment enfin, Weisse (**39**, p. 303), dans un mémoire spécialement consacré aux lenticelles des Monocotylédones, a confirmé la présence et la nature de ces organes dans les trois genres d'Aroïdées précités, et aussi chez diverses Liliacées arborescentes (tige ou branches de *Dracæna*, *Aloe*, etc.), ainsi que sur les racines tuberculeuses

de la Batate (*Dioscorea Batatas*) (**39**, p. 51). D'après Weisse, il n'existerait donc de vraies lenticelles parmi les Monocotylédones que sur des plantes appartenant à ces trois familles (Aroïdées, Liliacées, et Dioscorées) (1). Scott et Brebner (**38**) avaient prétendu en rencontrer sur certaines Iridées (*Aristea corymbosa*, *Klattia partita*) ; mais il ne s'agirait, d'après Weisse, que de crevasses péridermiques poreuses. Il n'en existerait pas non plus sur les Pandanées, ni sur les Palmiers. Les lenticelles, chez les plantes qui en manquent, peuvent être remplacées par des plages poreuses (*Yucca*, *Cordyline*, *Iris*, etc.).

3° *Gymnospermes et Dicotylédones*. — Au contraire, les lenticelles sont des formations très habituelles sur les organes axiles des Gymnospermes et des Dicotylédones. De sorte qu'il y a lieu de signaler dans ces groupes plutôt les plantes qui en sont dépourvues que celles qui en possèdent.

Chez les Gymnospermes, la présence des lenticelles n'est pas toujours facile à dévoiler, parce qu'elles sont toujours tardives, inconstantes, et souvent peu visibles. C'est ainsi que le *Pinus sylvestris*, sur lequel Klebahn (**31**) a cherché en vain des lenticelles, m'en a montré de fort bien conformées et poreuses. Sur le *Taxus baccata*, les lenticelles sont remplacées, d'après Klebahn (**31**), par des plages poreuses. Les parties aériennes de l'*Ephedra distachya* manquent de lenticelles, mais il en existe sur les parties souterraines.

Chez les Dicotylédones ligneuses, nous n'avons signalé plus haut que les *Clematis*, *Rubus* et *Vitis* comme manquant de lenticelles. Toutes les autres Dicotylédones ligneuses étudiées possèdent ces formations. Il est donc très remarquable qu'elles paraissent manquer au contraire sur les parties vertes de la plupart des Dicotylédones herbacées.

(1) Je crois, à ce propos, devoir signaler les racines tuberculeuses d'*Asphodelus albus*, sur lesquelles j'ai reconnu la présence normale des lenticelles. M. Gaston Bonnier m'a dit avoir fait la même observation de son côté. Il en existe aussi sur le *Tamus communis*.

Cette absence est loin d'être absolue, comme nous allons le voir, mais elle est assez frappante pour former un contraste accentué, et je suis surpris qu'aucun chercheur ne s'y soit sérieusement arrêté. Il est curieux, en effet, de voir une tige herbacée fort grosse (*Phytolacca*, *Inula*, *Fœniculum*, *Ænanthe*, etc.) manquer de lenticelles, tandis que des menues branches de nos arbres ou arbustes (*Ulmus*) en présentent au même âge de très développées.

Le fait est surtout frappant quand les plantes comparées appartiennent au même genre. N'est-il pas surprenant, en effet, de voir les lenticelles manquer complètement sur les pousses si vigoureuses du *Sambucus Ebulus*, tandis qu'elles apparaissent abondantes et très développées sur les pousses du même âge, semblables ou plus minces, du *Sambucus nigra*?

Lenticelles des plantes herbacées. — En réalité, cette absence de toute formation lenticellaire sur les plantes herbacées n'est pas absolue. Germain de Saint-Pierre dit en avoir trouvé sur leurs tiges et leurs racines, mais il ne cite aucun nom (**16**). A propos des organes tuberculeux, Müller (**19**, p. 14) signale la présence d'ébauches de lenticelles sur la Pomme de terre et le Chou rave, mais il croit à leur absence sur *Daucus Carota*, *Raphanus sativus*, *Beta vulgaris*. J'ai, sans beaucoup chercher, trouvé des lenticelles sur la tige et surtout sur la racine d'un nombre assez considérable de plantes herbacées.

Tige. — Les lenticelles ne se rencontrent d'ordinaire que sur les tiges volumineuses et près de leur base, dans le voisinage du sol et sous terre. Les forts exemplaires de *Datura Stramonium*, *Ricinus communis*, *Medicago sativa*, *Malva rotundifolia*, *Solanum nigrum*, *S. Lycopersicum*, *Brassica oleracea* m'en ont montré de très abondantes et très grosses sur la base, pas du tout ailleurs. J'en ai trouvé aussi sur la base des tiges suivantes : *Amarantus Blitum*, *Xanthium macrocarpum*, *Urtica dioïca*, *Melilotus macrorhiza*, *Mercurialis annua*, *Chenopodium urbicum*, *Fœniculum dulce*, *Cannabis sativa*.

En général, ces lenticelles ne s'observent que sur des plantes âgées. Pourtant pour *Cannabis sativa*, je les ai trouvées sur des pieds très jeunes ayant 2 à 4 millimètres de diamètre seulement ; mais sur d'autres pieds, même très âgés, on ne les rencontre pas. *Les lenticelles ne sont donc pas constantes, leur présence ou leur absence dépend de conditions à déterminer*. Cette inconstance est un fait général, très marqué pour les plantes herbacées, où il détermine souvent l'absence complète ; moins marqué chez les plantes ligneuses, où il ne détermine guère que des avortements partiels. Du reste, d'une plante herbacée à une autre on trouve de grandes différences.

Racine. — Les lenticelles existent beaucoup plus souvent sur la racine des plantes herbacées que sur leur tige, et elles y sont en général plus abondantes. J'en ai observé de magnifiquement développées sur la racine de Luzerne. (*Medicago sativa*, voy. p. 47, fig. 3), de Melilot (*Melilotus alba*, *M. macrorhiza*, fig. 7, Pl. I, *M. arvensis*), de Mauve (*Malva rotundifolia*), de Ricin (*Ricinus communis*), de Lychnide (*Lychnis dioica*) ; d'autres bien caractérisées sur la racine d'*Amarantus Blitum* (1), *Urtica dioïca*, *Datura Stramonium*, *Solanum nigrum*, *Brassica nigra*, et *B. Napus*, *Verbascum Thapsus*, *Chærophyllum temulum*, *Cannabis sativa*, *Dahlia variabilis*, *Raphanus Raphanistrum*, R. *sativus*, *Beta vulgaris*, *Daucus Carota* (2), etc. Dans beaucoup d'autres plantes herbacées, les lenticelles existaient aussi, mais n'étaient visibles qu'au microscope (Voy. p. 49).

En revanche, je n'ai pas pu en trouver sur les racines de *Xanthium macrocarpum*, *Lappa major*, *Salvia pratensis*, *Lycopus europæus*, *Mercurialis annua*. Chez beaucoup d'autres plantes, il existait un bourrelet à la place normalement occupée par les lenticelles, c'est-à-dire à la base des

(1) Lenticelles très poreuses, laissant passer l'air comprimé.

(2) Dans mon mémoire sur l'*aération des tissus massifs* (Ann. Sc. nat., t. XIV, 1891), j'avais déjà signalé les lenticelles spéciales de la Carotte cultivée et du Navet et leur porosité souvent considérable (p. 356 et 360).

ramifications de la racine, *Erigeron canadensis*, *Centaurea Jacea*, *Sonchus oleraceus*, *Verbena officinalis*, *Dipsacus sylvestris*, *Phytolacca decandra*, *Apium Petroselinum*, *Angelica heterocarpa*, *Bryonia dioïca*, *Rumex Patientia*, etc.

Nous verrons (p. 46) que le plus souvent ces bourrelets précèdent la formation des lenticelles, chez les plantes herbacées. Leur existence est un indice de formation lenticellaire (1).

II. — Distribution des lenticelles sur la tige.

Après la distribution dans le règne végétal, étudions la répartition des lenticelles sur les organes où elles sont bien apparentes, c'est-à-dire sur ceux des plantes ligneuses. Nous étudierons surtout la tige et la racine.

1° *Répartition selon l'espèce.* — La répartition selon l'espèce est indiquée dans le tableau suivant :

TABLEAU I

Nombre moyen des lenticelles comptées sur la tige d'un an des soixante plantes suivantes, sur une surface de 1 centimètre carré. Les plantes sont inscrites en séries de richesse croissante.

De 1 à 5 lenticelles (17 plantes).

Salix Capræa.	*Aralia Sieboldii.*	*Carpinus Betulus.*
S. alba.	*Ficus elastica.*	*Coriaria myrtifolia.*
Æsculus Hippocastanum.	*Juglans regia.*	*Sambucus nigra.*
Acer Negundo.	*Ulmus campestris.*	*Cornus mas.*
Populus pyramidalis.	*Salix viminalis.*	*Ribes album* (2).
Rhus glabra.	*Liriodendron tulipifera.*	

De 5 à 10 lenticelles (11 plantes).

Bignonia Catalpa.	*Salix purpurea.*	*Malus communis.*
Spiræa Lindleyana.	*Corylus Avellana.*	*Magnolia grandiflora.*
Cratægus Oxyacantha.	*Morus alba.*	*Cerasus Padus.*
Pirus communis.	*Tilia europæa.*	

(1) Très souvent la surface du bourrelet est unie ou seulement mamelonnée de distance en distance. On peut révéler facilement les lenticelles en plaçant le sujet dans l'air humide : au bout de quelques jours, les lenticelles s'hypertrophient (Voy. p. 134). Cette hypertrophie révèle des lenticelles souvent jusque sur de très fines ramifications (*Raphanus*, *Brassica*, *Chærophyllum*, etc.), toujours à la base des radicelles.

(2) Plante âgée de trois ans, diamètre 0cm,8.

De 10 à 15 lenticelles (14 plantes).

Alnus glutinosa.	*Viburnum Opulus.*	*Robinia Pseudacacia.*
Fraxinus excelsior.	*Castanea vulgaris.*	*Gleditschia Triacanthos.*
Juglans regia.	*Populus virginiana.*	*Juglans cinerea.*
Cydonia vulgaris.	*Cerasus avium.*	*Viburnum Tinus.*
Hedera Helix.	*Sorbus aucuparia.*	

De 15 à 20 lenticelles (8 plantes).

Sorbus torminalis.	*Acer campestre.*	*Syringa vulgaris.*
Betula alba.	*Ailantus glandulosa.*	*Myrica gale.*
Mespilus germanica.	*Ligustrum japonicum.*	

De 20 à 30 lenticelles (2 plantes).

Ligustrum vulgare. — *Quercus pedunculata.*

De 30 à 50 lenticelles (6 plantes).

Acer Pseudo-Platanus.	*Cerasus Lauro-Cerasus.*	*Rhamnus frangula.*
Platanus occidentalis.	*Cercis siliquastrum.*	*Diervilla grandiflora.*

De 50 à 100 lenticelles (2 plantes).

Glycine sinensis. — *Armeniaca vulgaris (?)*

Dans cette liste nous n'avons pas inscrit le *Prunus spinosa*, parce que le nombre des lenticelles y présente de trop grandes variations. On peut trouver une absence complète, ou presque complète, de lenticelles sur les rameaux d'un an, tandis qu'ailleurs, sur la base des pousses vigoureuses, on peut en trouver des centaines, réduites, il est vrai, la plupart à l'état d'ébauches. Le même fait se produit pour diverses plantes à lenticelles nombreuses, primaires (*Persica*, *Tamarix*, etc.), ou secondaires (*Platanus*).

Du reste, il faut remarquer que les chiffres ci-dessus sont d'autant plus approximatifs qu'ils sont plus élevés. Quand les lenticelles sont nombreuses et serrées, elles sont toujours petites, et une bonne partie d'entre elles avortent souvent. C'est pourquoi on trouve alors moins de lenticelles sur les tiges de deux ans ou plus. Sur une tige de *Prunus* de trois ans, j'ai compté en moyenne 9 lenticelles par centimètre carré. Pour les plantes qui ont moins de 50 lenticelles par centimètre carré, la répartition varie moins. Ces plantes représentent du reste les cinq sixièmes des plantes indiquées ici, c'est-à-dire la grande majorité

des plantes à lenticelles. Elle varie pourtant, et tous les auteurs (sauf Haberlandt, pour les branches inclinées, **18**) s'accordent à dire qu'elles ne varient que d'une manière tout à fait irrégulière. Cette assertion vient d'un examen superficiel, comme on peut s'en assurer facilement.

On peut se contenter d'observer la variabilité du nombre des lenticelles selon les régions, sur des branches différentes, et sur une même branche. Cette variabilité saute aux yeux. Mais il est plus intéressant de chercher de suite s'il n'existe pas des rapports entre les variations trouvées et la grandeur de la branche, son âge, etc., et ensuite sur une même branche si d'autres rapports n'existent pas, en comparant les entre-nœuds, les nœuds, les faces de la branche. En un mot, on doit chercher si la répartition des lenticelles n'obéit pas à certaines règles, en rapport avec tout ce qui permet d'établir des différences entre des branches ou des régions de ces branches. Nous verrons que ces règles existent en effet.

2° *Répartition selon la longueur des pousses annuelles.* — La taille totale d'une branche est la somme des longueurs de ses pousses annuelles. Or, dans une même espèce, la longueur dont grandissent les branches chaque année varie beaucoup quand on compare, soit des plantes différentes, soit les diverses branches d'un même arbre, soit encore les diverses pousses d'une même branche. Il y a donc lieu de rechercher tout d'abord si une relation existe entre le nombre des lenticelles sur chaque pousse annuelle, et la longueur de cette pousse. La comparaison peut être faite, soit sur des pousses annuelles de même âge, prises sur des branches différentes, soit sur les pousses annuelles successives d'une même branche.

a. *Répartition comparée des lenticelles sur des* branches différentes *de même âge, mais de longueurs inégales.* — Pour faire cette comparaison, les branches ont été choisies, tantôt

sur le même arbre, tantôt sur des arbres différents. Les résultats sont les mêmes. On a compté les lenticelles sur la totalité d'une pousse annuelle; les pousses comparées, quoique de longueurs différentes, avaient le même nombre d'entre-nœuds. Un choix spécial avait été fait dans ce but, car nous verrons plus loin que le nombre d'entre-nœuds a une grande influence.

TABLEAU II

Nombre de lenticelles sur des pousses annuelles de même âge mais de tailles différentes.

	LONGUEUR de la pousse.	NOMBRE MOYEN Par entre-nœud.	Par centimètre.	Par centim. carré.
Sambucus nigra (2 ans).	640mm	10,2	6,3	1,7
	427	4,4	4,1	2,0
Alnus glutinosa (3 ans).	397	46,8	10,1	5,2
	270	40,1	17,3	3,6
Castanea vulgaris (2 ans).	262	82,4	31,4	11,6
	226	57,1	25,2	14,8
Corylus Avellana (2 ans).	645	44,0	5,4	1,7
	388	24,5	5,0	4,1
Robinia Pseudacacia (2 ans).	461	183,7	23,9	5,7
	399	99,5	14,9	10,4

A l'inspection de ce tableau, on voit que de deux branches de Sureau ayant 640 et 427 millimètres de longueur, la première a en moyenne 10,2 lenticelles par entre-nœud, la seconde n'en a que 4,4. Par centimètre la différence est moindre, 6,3 pour la première, 4,1 pour la deuxième. Enfin, par unité de surface la différence est de sens inverse 1,7 pour la grande, 2 pour la petite.

Pour les autres plantes les résultats sont analogues.

Conclusions. — Quand deux pousses également âgées ont le même nombre d'entre-nœuds, mais sont de tailles différentes, le nombre des lenticelles varie selon la taille :

1° Par entre-nœud, ce nombre est d'autant plus grand que la pousse est plus grande.

2° Par unité de longueur ce nombre varie souvent aussi dans le même sens, mais moins nettement (exception : *Alnus*).

3° Par unité de surface, la répartition tend à devenir inverse, ce qui tient évidemment à ce que les lenticelles sont passivement écartées par un accroissement du diamètre plus fort sur les branches les plus longues.

On peut exprimer les deux premières conclusions sous une autre forme et dire *qu'une branche est d'autant plus riche en lenticelles que sa végétation est plus vigoureuse.*

b. *Répartition comparée des lenticelles sur les pousses annuelles d'une même branche.* — Lorsqu'au lieu de comparer des branches différentes, on compare les pousses successives d'une même branche, les âges et les diamètres sont nécessairement différents. Mais on peut choisir les longueurs de ces pousses à volonté. Dans le tableau suivant, les trois premiers exemples (*Sambucus*, *Robinia*, *Alnus*) avaient des pousses annuelles de longueurs égales. Les six suivants avaient au contraire des pousses très inégales.

TABLEAU III

1° Lorsque les pousses sont à peu près de longueurs égales (3 sujets).
2° Lorsque les pousses sont de longueurs très inégales (6 sujets).

		NOMBRE d'entre-nœuds.	LONGUEUR de la pousse en centim.	NOMBRE MOYEN		
				Par entre-nœud.	Par centimètre.	Par centim. car.
POUSSES ÉGALES.	*Sambucus*. 3 ans....	7	89,7	57,0	4,4	1,3
	— 2 ans....	5	88,5	110,0	6,2	2,0
	— 1 an.....	6	78,3	91,0	5,8	4,4
	Robinia... 3 ans....	18	63,6	44,1	12,4	6,1
	— 2 ans....	14	62,7	61,5	13,7	10,5
	— 1 an.....	19	68,1	72,0	21,6	19,8
	Corylus... 3 ans....	11	46,2	24,2	5,7	1,9
	— 2 ans....	10	44,4	23,4	5,2	2,8
	— 1 an.....	9	40,0	29,7	6,7	12,1
POUSSES INÉGALES.	*Sambucus*. 2 ans....	8	64,3	47,7	5,9	4,8
	— 1 an.....	4	15,8	17,5	4,4	5,1
	Alnus.... 3 ans....	18	103,0	64,9	11,3	2,4
	— 2 ans....	17	60,8	49,4	14,7	4,7
	— 1 an.....	17	86,7	61,3	12,7	8,4
	Alnus.... 2 ans....	19	70,9	55,1	14,7	8,6
	— 1 an.....	5	10,2	20,0	9,8	6,1
	Corylus... 3 ans....	10	28,5	24,7	8,6	3,4
	— 2 ans....	17	63,1	37,1	7,2	3,1
	Robinia. . 2 ans....	17	44,6	82,8	29,9	17,7
	— 1 an.....	8	20,2	27,2	10,7	13,8
	Castanea.. 3 ans....	12	21,6	32,5	18,1	5,6
	— 2 ans....	24	35,6	65,2	23,8	9,3
	— 1 an.....	13	35,0	51,7	19,2	17,0

Il résulte de l'inspection de ce tableau que, lorsque les pousses annuelles successives d'une même branche sont de longueurs inégales :

1° Le nombre des lenticelles par entre-nœud est d'autant plus grand que la pousse qui les porte est plus longue. Toutefois le nombre des lenticelles croît moins vite que l'allongement.

2° Le nombre des lenticelles est même plus grand par unité de longueur, lorsque les pousses sont très différentes. (*Robinia*, *Sambucus*, *Alnus*).

3° Le nombre des lenticelles au contraire est variable

par entre-nœud et par centimètre quand les pousses successives atteignent à peu près les mêmes dimensions.

4° Dans tous les cas, il est facile de voir que les lenticelles deviennent de moins en moins nombreuses par unité de surface, à mesure que la branche grossit, parce qu'elles sont écartées dans le sens transversal proportionnellement au diamètre.

On voit que la répartition des lenticelles subit pour les pousses successives d'une même branche les mêmes variations que pour des branches différentes. Dans tous les cas *il existe un rapport direct entre la richesse en lenticelles, et la puissance de la végétation.*

3° *Répartition sur les divers entre-nœuds d'une même branche.* — Après avoir comparé des branches entières, ou des pousses successives d'une même branche, pour voir l'influence de la vigueur totale de la végétation accomplie en une ou plusieurs années, nous pouvons faire la même étude sur les divers entre-nœuds d'une pousse annuelle. Ces divers entre-nœuds se sont formés successivement. Les premiers, formés au printemps, sont au bas de la pousse annuelle ; ils sont généralement courts. Les suivants sont de plus en plus longs, jusqu'à un certain niveau à partir duquel ils deviennent de plus en plus courts, les derniers formés dans l'année ne devenant jamais aussi courts que ceux du début.

La répartition des lenticelles peut varier avec la longueur de chaque entre-nœud et avec le numéro d'ordre de cet entre-nœud.

Le tableau suivant a été établi sur une branche de Châtaignier âgée de quatre ans et longue de 124 centimètres. Cette branche portait 2 772 lenticelles, réparties entre 51 entre-nœuds, chaque pousse annuelle ayant 13 entre-nœuds, sauf la deuxième.

TABLEAU IV. — CASTANEA.

Branche de 4 ans, coupée en septembre, possédant au total 2772 lenticelles, avec pousses annuelles non égales mais ayant chacune 12 à 13 entre-nœuds.

POUSSE 4 ANS, 31 CENTIMÈTRES. (13 entre-nœuds.) SURFACE, 131 CENTIMÈTRES CARRÉS.

Numéros des entre-nœuds.	Longueur des entre-nœuds.	Diamètre.	Nombre des lenticelles. Total.	Nombre des lenticelles. Par centim.
	millim.	millim.		
1	7	15	32	45,7
2	7	14,5	46	65,7
3	23	14	88	36,9
4	27	14	88	31,9
5	38	14	113	29,7
6	23	14	51	22,1
7	24	13	57	23,7
8	24	13	46	19,1
9	26	13	55	21,1
10	28	13	74	26,4
11	27	13	82	30,3
12	27	13	60	22,2
13	30	13	69	23
Totaux.	311		861	

NOMBRES MOYENS :
Par entre-nœud.... 66,3
Par centimètre..... 27,9
Par centim. carré.. 6,5

POUSSE 3 ANS, 22 CENTIMÈTRES. (12 entre-nœuds.) SURFACE, 69 CENTIMÈTRES CARRÉS.

Numéros des entre-nœuds.	Longueur des entre-nœuds.	Diamètre.	Nombre des lenticelles. Total.	Nombre des lenticelles. Par centim.
	millim.	millim.		
1	5	12	16	32
2	3	11	23	76,6
3	10	11	52	52
4	9	10,5	37	41,1
5	14	10,5	39	27,8
6	22	10,5	33	14,5
7	27	10,5	38	14,1
8	29	10	32	11
9	28	10	31	11,1
10	33	10	33	10
11	22	10	27	12,2
12	14	9,5	29	20,7
Totaux.	216		390	

NOMBRES MOYENS :
Par entre-nœud.... 32,5
Par centimètre..... 18,1
Par centim. carré.. 5,6

POUSSE 2 ANS, 35,5 CENTIM. (13 entre-nœuds.) SURFACE, 91 CENTIMÈTRES CARRÉS.

Numéros des entre-nœuds.	Longueur des entre-nœuds.	Diamètre.	Nombre des lenticelles. Total.	Nombre des lenticelles. Par centim.
	millim.	millim.		
1	5	9,5	29	58
2	5	9,5	51	102
3	15	9	84	56
4	23	8,5	94	40,8
5	34	8,5	101	29,7
6	36	8,2	92	25,5
7	42	8	84	20
8	50	8	68	13,6
9	45	7,5	50	11,1
10	32	7,5	45	14,1
11	27	7,5	63	23,3
12	25	7,5	52	20,8
13	17	7,5	35	20,5
Totaux.	356		848	

NOMBRES MOYENS :
Par entre-nœud.... 65,2
Par centimètre..... 23,8
Par centim. carré.. 9,3

POUSSE 1 AN, 35 CENTIMÈTRES. (13 entre-nœuds.) SURFACE, 39,5 CENT. CAR.

Numéros des entre-nœuds.	Longueur des entre-nœuds.	Diamètre.	Nombre des lenticelles. Total.	Nombre des lenticelles. Par centim.
	millim.	millim.		
1	3	6	7	23,3
2	10	5	56	56
3	27	4,5	78	28,8
4	38	4	81	21,3
5	39	4	77	19,7
6	30	4	66	22
7	21	3,5	32	15,2
8	35	3,5	62	17,6
9	25	3	38	15,2
10	41	3	48	11,7
11	29	3	42	14,4
12	37	2	42	11,3
13	15	2	44	29,2
Totaux.	350		673	

NOMBRES MOYENS :
Par entre-nœud.... 51,7
Par centimètre..... 19,2
Par centim. carré.. 17,0

Examinons tout d'abord la répartition des lenticelles par unité de longueur, telle quelle est donnée dans la cinquième colonne de ce tableau.

a. *Répartition comparée de la base au sommet d'une pousse.* — Sur la base de chaque pousse annuelle, les lenticelles sont toujours très serrées, surtout dans le second entrenœud, qui est un des plus courts (de 56 à 102 dans un centimètre). Elles s'écartent ensuite de plus en plus à mesure que les entre-nœuds rencontrés sont plus longs, et passent par un minimum (10 à 19). Puis elles redeviennent serrées en approchant du sommet (20 à 29), en même temps que les entre-nœuds deviennent plus courts.

La richesse en lenticelles varie donc en sens inverse de la longueur des entre-nœuds. C'est là un fait très général, rencontré sur toutes les plantes étudiées, quand du moins ces plantes possédaient des entre-nœuds de longueurs notablement différentes, comme c'est le cas habituel. Il s'explique facilement. On sait en effet que les points où naissent les lenticelles (stomates) sont déterminés de très bonne heure, bien avant que les entre-nœuds aient terminé leur accroissement en longueur. Ces points sont ensuite écartés, peu ou beaucoup, selon la grandeur de cet accroissement ultérieur.

Il y a donc au début un écartement longitudinal des lenticelles, purement passif, très analogue à l'écartement transversal qui se produit en même temps, mais qui dure indéfiniment comme l'accroissement en diamètre.

Cet écartement variable s'aperçoit plus nettement au passage d'une pousse à l'autre ; en passant du sommet d'une pousse d'une année à la base de la pousse de l'année suivante, on rencontre subitement beaucoup plus de lenticelles. Ceci tient à ce que les entre-nœuds courts des sommets sont encore beaucoup plus longs que ceux des bases.

Mais la répartition n'obéit-elle qu'à cette seule influence de l'élongation causant un écartement passif? N'y a-t-il pas dès l'origine une répartition vraiment primitive en rapport avec la grandeur ou la situation de l'entre-nœud ?

On peut répondre à cette question intéressante par l'affirmative, rien qu'en jetant un coup d'œil sur le nombre *total* de lenticelles contenues dans chaque entre-nœud (quatrième colonne). On voit alors que les entre-nœuds ne contiennent pas le même nombre de lenticelles : les plus courts en possèdent peu, les plus longs en possèdent beaucoup. *Le nombre des lenticelles par entre-nœud varie approximativement dans le même sens que la longueur de ces entre-nœuds.* Mais les variations étant moins grandes dans le premier cas que dans le second, les lenticelles se trouvent relativement rapprochées quand l'entre-nœud reste court, et relativement très écartées quand il s'allonge beaucoup. Il ne faut pas que ces dérangements tardifs empêchent d'apercevoir la répartition primitive. Les insertions foliaires étant des points de repère plus primitifs que les lenticelles elles-mêmes, nous avons le droit de considérer les entre-nœuds comme des unités primitivement équivalentes, et nous devons conclure *que la formation même des lenticelles*, c'est-à-dire le nombre de lenticelles qui naissent sur chaque entre-nœud, a *quelque rapport avec la longueur qu'aura plus tard cet entre-nœud, c'est-à-dire avec la vigueur de son accroissement.* C'est la conclusion à laquelle nous avons été amenés, en comparant la richesse lenticellaire totale de branches ou de pousses ayant des dimensions différentes.

Toutefois il n'arrive que rarement que le plus grand entre-nœud soit aussi le plus riche en lenticelles. Le maximum de longueur est presque toujours dans un entre-nœud d'un ordre plus élevé que le maximum de richesse en lenticelles. Les causes qui déterminent l'élongation ne sont donc pas identiques à celles qui déterminent la formation des lenticelles, ou du moins elles doivent agir à des époques différentes.

C'est à cette même conclusion qu'amène aussi l'étude suivante, qui a pour objet de chercher l'influence de la situation.

b. *Influence propre de la situation, c'est-à-dire du numéro*

d'ordre de l'entre-nœud. — Pour distinguer si une influence propre existe, il faut comparer seulement des entre-nœuds égaux. C'est ce que j'ai fait dans une série de tableaux parmi lesquels j'en publie seulement trois relatifs à des rameaux de *Castanea*, *Alnus* et *Robinia*. Mais les résultats ont été semblables pour toutes les autres plantes étudiées (*Pirus*, *Corylus*, *Ulmus*, etc.).

TABLEAU V. — **ALNUS.**

Entre-nœuds égaux comparés au point de vue du nombre de leurs lenticelles.

	Entre-nœuds.		Lenticelles.		
	Numéros.	Longueur.	Nombre total.		Nombre par centim.
Pousse de 3 ans.	3	58	52 ↑		8,9 ↑
	4	59	92		15,6
	6	70	**142**	maximum.	20
	7	60	113		18,8
	18	60	72 ↓		12 ↓
	6	70	**142**	maximum.	20
	14	70	78		11,1
	16	70	73 ↓		10,4 ↓
	9	49	91		18,5
	13	49	55 ↓		11,2 ↓
Pousse de 2 ans.	7	45	55 ↑		12,2 ↑
	9	47	**102**	maximum.	21,7
	13	47	64		13,6
	14	44	40 ↓		9 ↓
Pousse de 1 an.	4	58	68 ↑		11,7 ↑
	5	57	98		17,1
	6	55	**108**	maximum.	19,6
	7	59	103		17,4
	9	57	86		15
	11	61	66		18
	13	59	61 ↓		10,3

Ce tableau montre que le nombre maximum de lenticelles est au sixième entre-nœud (pousses de trois ans et de un an) et au neuvième (pousse de deux ans); la richesse en lenticelles diminue de part et d'autre vers la base et vers le sommet, comme l'indiquent les flèches.

Des faits semblables sont montrés par les tableaux suivants :

TABLEAU VI. — **CASTANEA.**

	Entre-nœuds.		Lenticelles.	
	Numéros.	Longueur.	Nombre total.	Nombre par centim.
Pousse de 3 ans.	3	10	**52** maximum.	52
(12 entre-nœuds.)	5	14	39 |	27,8 |
	12	14	29 ↓	20,7 ↓
	6	22	33 |	14,5 |
	12	22	27 ↓	12,2 ↓
Pousse de 2 ans.	5	34	**101** | maximum.	29,7 |
(13 entre-nœuds.)	6	36	92 |	25,5 |
	10	32	45	14,1 ↓
Pousse de 1 an.	4	38	**81** | maximum.	21,3 |
(13 entre-nœuds.)	5	39	77 |	19,7 |
	8	35	62 |	17,6 |
	12	37	42 ↓	11,3 ↓

Le nombre maximum (écrit en chiffres gras) est plus près de la base que chez *Alnus* et la richesse en lenticelles diminue à mesure qu'on se rapproche du sommet. C'est ce qu'indiquent les flèches.

TABLEAU VII. — **ROBINIA.**

	Entre-nœuds.		Lenticelles.	
	Numéros.	Longueur	Nombre total.	Nombre par centim.
Pousse de 3 ans.	3	27	27 ↑	10 ↑
(18 entre-nœuds.)	4	29	30 |	10,3 |
	5	24	34 |	14,1 |
	6	35	49 ↑	14 ↑
	7	35	53 |	15,5 |
	10	55	**71** maximum.	12,9
	12	49	57 ↑	11,5
	13	47	59 |	12,5
	14	47	43 ↓	9,1
	15	51	59 ↑	11,5
Pousse de 2 ans.	**5**	70	**86** maximum.	12,2
(14 entre-nœuds.)	7	59	82	13,9 |
	9	60	82 |	13,6 |
	12	62	59 ↓	9,5 ↓
Poussé de 1 an.	7	43	64 ↑	14,8 ↑
(23 entre-nœuds.)	14	43	113 |	26,2 |
	16	40	106 |	26,5 |
	17	42	**134** |	31,8 |

Le nombre des lenticelles diminue encore en général à partir d'un entre-nœud qui est le plus riche, mais il peut

se produire des irrégularités (branche de trois ans, 12e, 13e, 14e et 15e entre-nœuds).

Malgré ces irrégularités qui tiennent à l'influence d'autres facteurs, il résulte de l'inspection de ces tableaux une influence certaine de la situation de l'entre-nœud. Ce résultat est surtout frappant quand la pousse considérée contient beaucoup d'entres-nœuds égaux. Ainsi dans la pousse d'*Alnus* âgée d'un an (tableau V) on voit que les entre-nœuds portant les numéros 4, 5, 6, 7, 9, 11 et 13 possédaient à peu près la même longueur ; ces entre-nœuds possédaient les nombres suivants de lenticelles :

68, 98, 108, 103, 86, 66, 61.

On voit que la richesse des lenticelles n'est pas égale dans ces entre-nœuds égaux, elle varie régulièrement en montant jusqu'au 6e entre-nœud puis en descendant jusqu'au 13e. Le 6e entre-nœud, où se trouvait le maximum, était aussi le plus riche de tous les entres-nœuds de la pousse.

On peut admettre que si, dans une pousse, tous les entre-nœuds étaient égaux, la richesse en lenticelles resterait ce qu'elle est primitivement, c'est-à-dire avec un maximum dans une région moyenne de la branche. C'est ce qui arrive dans les longues pousses d'*Ulmus*, par exemple. Une branche d'un an, ayant 82 centimètres de longueur, possédait 22 entre-nœuds avec 1 163 lenticelles, soit environ en moyenne 53 par entre-nœud et 14 par centimètre. Les 10e, 11e, 12e, et 14e entre-nœuds possédaient plus de 16 lenticelles au centimètre, le 11e étant le plus riche avec 19,6. La région la plus riche en lenticelles était donc le milieu du rameau et non pas la base ou le sommet comme cela arrive quand il y a eu une forte élongation des entre-nœuds moyens. Du reste, l'influence propre de l'allongement fut inappréciable dans ce cas. Mêmes résultats pour *Populus alba*, *Cerasus avium*, etc.

Il faut donc admettre que, dès l'origine, les lenticelles

naissent en nombre déterminé. *Il y a une répartition primitive des lenticelles en rapport avec le numéro d'ordre de l'entre-nœud.* On le reconnaît à cette règle que, *dans une même pousse, si l'on considère des entre-nœuds égaux, ils contiennent d'autant moins de lenticelles, qu'ils sont plus éloignés d'un entre-nœud moyen où se trouve le nombre maximum.* Cet entre-nœud est ordinairement l'un des plus grands et habituellement plus voisin de la base que du sommet.

Cette règle prouve que la *production* des lenticelles dans les entre-nœuds successifs d'une pousse commence par un minimum, croît de plus en plus, passe par un maximum, puis décroît lentement jusqu'au dernier entre-nœud produit. *La courbe de production lenticellaire dans chaque entre-nœud suit l'allure générale des courbes d'accroissement*, mais son maximum n'est pas placé d'ordinaire au même point que celui de la courbe des allongements d'entre-nœuds. Il est atteint plus tôt, c'est-à-dire dans un entre-nœud d'un numéro moins élevé. Ces faits n'ont rien de surprenant, les points où naîtront les lenticelles (cellules mères de stomates), et partant le nombre des lenticelles, étant déjà déterminés, à un moment où l'entre-nœud est encore très court, il arrive que l'allongement ultérieur peut subir des influences qui ne peuvent plus modifier le nombre des lenticelles.

On voit, en résumé, que *la richesse primitive en lenticelles est en rapport avec la vigueur de la végétation* (indiquée par la taille atteinte par la pousse ou par l'entre-nœud), *avec le nombre total des entre-nœuds, enfin avec le numéro d'ordre de chaque entre-nœud.*

Il est probable que plusieurs de ces facteurs sont étroitement liés, mais nous n'avons pas à le rechercher ici.

En examinant maintenant la répartition dans chaque entre-nœud nous allons reconnaître encore une autre influence.

4° *Répartition des lenticelles le long d'un entre-nœud.* — Si l'on divise un entre-nœud en tranches successives d'un

centimètre et que l'on y compte les lenticelles, on a la répartition spéciale le long de l'entre-nœud.

TABLEAU VIII

Répartition des lenticelles le long d'un même entre-nœud de Sambucus nigra.

TRANCHES SUCCESSIVES de 1 centimètre.	GRAND RAMEAU : 1m,45. Nos des entre-nœuds.										RAMEAU MOYEN 0.94 cent. Nos des entre-nœuds.		RAMEAU COURT 0,51 cent. Nos des entre-nœuds	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	3	4	3	4
1re, 0,5 à 1 cent.	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	»	4
2e 1 cent.	10	3	1	1	3	2	1	4	5	1	5	3	»	6
3e — ...	6	5	6	6	4	7	4	2	3	3	8	5	»	6
4e — ...	9	5	4	6	9	7	4	4	10	4	7	3	»	10
5e — ...	3	12	6,5	6	4	4	5	3	6	5	5,5	5	»	6
6e — ...	11	7	2,5	4	5	6	4	5	5	5	8,5	5	»	11
7e — ...		8	5	6	7	9	6	6	9	7	10,5	3	»	3,5
8e — ...		8	4	7,5	6	3	4	3	7	2	9,5	5	»	6,5
9e — ...		6	5	8	3	6	4	6	7		5,5	6	»	4
10e — ...		7	5	4,5	7	7	4	4	6		7,5	5		10
11e — ...		3	5	4	4	3	7	6	4		3	8,5		
12e — ...		5	4	5	5	7	4	2	5		4	5,5		
13e — ...		2	7	4	7	4	1	5	2		5	6		
14e — ...		3	5,5	5	5	4	3	5	3		3,5	8		
15e — ...		4	3,5	2	5	6	5				5,5	5		
16e — ...		6	4	6,5	5	5					9			
17e — ...			2	2,5	5	7								
18e — ...			2	9	11	12								
19e — ...			3											
20e — ...			3											
21e — ...			4											
22e — ...			9											
TOTAUX. Lenticelles par entre-nœud.	41	84	91	87	95	99	56	55	72	27	97	73	63	67
TOTAUX. Long. de chaque entre-nœud.	5,5	16	21,5	17,5	17,5	17,5	14,5	14	13.5	8	16	14,5	9	10

Il résulte de ce tableau que, *dans chaque entre-nœud* :

1° *La répartition des lenticelles dans les tranches successives varie notablement de la base au sommet de l'entre-nœud.*

2° *Elle présente un minimum à la base de l'entre-nœud, et le plus souvent un maximum à son sommet, en tous cas, la base possède toujours beaucoup moins de lenticelles que le sommet.*

Les lenticelles ont été également comptées sur des tranches successives d'un centimètre pour les plantes suivantes : *Alnus glutinosa*, *Coriaria myrtifolia*, *Cydonia*

vulgaris, *Corylus Avellana*, *Castanea vulgaris*, *Gleditschia Triachantos*, *Ilex Aquifolium*, *Morus alba*, *Prunus spinosa*, *Pirus communis*, *Rhamnus Frangula*, *Robinia Pseudacacia*, *Ulmus campestris*. Pour toutes ces plantes, la répartition des lenticelles subit de grandes variations dans les tranches successives, mais pour toutes aussi *le nombre de ces lenticelles paraît être faible à la base de chaque entre-nœud et fort au sommet.*

Il y a donc une répartition spéciale des lenticelles dans la région nodale. Étudions-la de plus près.

5° *Répartition des lenticelles dans la région nodale.*

TABLEAU IX

Répartition moyenne des lenticelles de part et d'autre des nœuds, sur une longueur de 1 centimètre. La moyenne est prise sur un nombre variable de nœuds (de 4 à 16).

NOMS DES ESPÈCES.	MOYENNE Au-dessus	Au-dessous	NOMS DES ESPÈCES.	MOYENNE Au-dessus	Au-dessous
Alnus glutinosa.........	21,2	32,7	*Morus alba*.............	23,6	23,8
—	7,6	9,8	*Gleditschia Triacanthos*..	12,2	13,8
—	19,2	29,2	*Cydonia vulgaris*........	30,4	30
Ulmus campestris........	8,7	14,5	*Castanea vulgaris*........	15	22,2
—	14,6	14	*Ilex Aquifolium*.........	9,7	16
Prunus spinosa..........	11	16	*Robinia Pseudacacia*.....	16,3	16,6
—	10,6	8,6	—	12,5	15,5
Carpinus Betulus........	35,6	42,3	*Quercus pedunculata*.....	38	42,7
Sorbus domestica........	10,5	12	*Corylus Avellana*........	10	14
Fraxinus excelsior.......	1,7	4,5	*Cerasus avium (juliana)*...	6,7	9,1
Malus communis.........	13,5	18,2	*Castanea vulgaris*........	13,3	17,7
Acer Pseudo-Platanus...	61,3	83,6	*Sambucus nigra*.........	4,9	8,7
Populus pyramidalis.....	4,5	11	*Æsculus Hippocastanum*..	12,6	26,8
— *alba*............	9,4	12,5	*Ampelopsis hederacea*....	8	30,7
Platanus vulgaris........	46,2	70,2	*Sorbus torminalis*........	22,5	27,2
Cratægus oxyacantha....	10,7	16,7	*Salix Capræa*...........	3,2	6,2
Syringa vulgaris........	9	13,5			

A l'inspection de ce tableau, on voit avec évidence qu'il y a, sur la tige, une répartition spéciale aux nœuds. *Presque*

toujours la région nodale est plus riche en lenticelles au-dessous de l'insertion foliaire qu'au-dessus. On pourrait expliquer cette différence par une élongation particulière de la base de l'entre-nœud. Cette cause agit peut-être. Mais son rôle est faible, et nous avons certainement ici un exemple très net de *répartition primitive*, en rapport avec des différences internes déterminées par la feuille. Il suffit, pour s'en assurer, de compter les lenticelles, non pas tout autour de la tige, mais seulement du côté où s'insère la feuille : On voit dans ce cas que la différence observée plus haut s'accentue d'une manière considérable.

Pour donner les résultats d'une manière très résumée, il m'a paru commode de représenter la tige par une ligne verticale, la feuille par une ligne horizontale insérée sur la première, et d'inscrire aux places convenables le nombre de lenticelles, compté sur une longueur d'un centimètre à partir du nœud, au-dessus ou au-dessous, du côté de la feuille ou du côté opposé.

Tige.

Nombre au-dessus.	Nombre au-dessus.	
		Feuille.
Nombre au-dessous.	Nombre au-dessous.	

Ainsi dans *Alnus glutinosa*, qui est en tête du tableau, j'ai trouvé en moyenne du côté de la feuille : 2,4 lenticelles au-dessus de la feuille, contre 6,4 au-dessous; du côté opposé : 5,2 lenticelles au-dessus, et 3,4 au-dessous.

TABLEAU X

Répartition moyenne des lenticelles aux nœuds.

Alnus glutinosa.	5,9	3,7	2,6	7
Cerasus avium.	4,2	3,1	2,5	6,5
Robinia Pseudacacia.	7	6,3	5,5	9,2
Colutea arborescens.	50,6	48	40,5	58
Æsculus Hippocastanum.	6,4	13,4	6,4	13,4
Berberis vulgaris.	4,3	2,3	4	1,4
Ampelopsis hederacea.	5,5	11,2	3,2	19,5
Sambucus nigra.	2,5	4,4	2,5	4,4
Ribes rubrum.	3,8	3	1,8	8,6
Castanea vulgaris.	8,2	7,6	4,5	10,8
Populus alba.	4,7	4,5	4,7	8,7
Spiræa Lyndleyana.	8,3	7,8	5,9	6,5

De ce tableau, il résulte que, sauf pour *le Berberis*, le *nombre des lenticelles est toujours plus petit au-dessus de la feuille qu'au-dessous. Le rapport est souvent supérieur à 1/2 et il peut aller au delà de 1/6 (Ampelopsis). Il se produit une compensation partielle sur la face opposée (parfois nulle).*

Cette conclusion résulte du tableau des moyennes indiquées ici. Mais elle se tire avec non moins d'évidence de l'examen d'un entre-nœud *quelconque*. C'est ce que montre le tableau suivant qui a servi à établir les moyennes précédentes. *Dans presque tous les cas*, le nombre des lenticelles comptées au-dessus de la feuille a été supérieur à celui compté au-dessous.

TABLEAU XI

Nombre de lenticelles comptées sur la tige à chaque nœud, dans 1 centimètre, au-dessus et au-dessous de chaque insertion foliaire.

Alnus glutinosa.

												Moyenne.
1° Face foliaire.	*Haut.*	2	3	2	6	0	1	2	3	5	2	2,6
	Bas..	5	7	6	12	5	5	2	7	13	8	7
2° Face opposée.	*Haut.*	3	9	7	7	7	3	3	5	4	11	5,9
	Bas..	7	3	6	6	2	2	2	4	1	4	3,7

Æsculus Hippocastanum.

Feuilles opposées.	*Haut.*	20	13	9	9	»	12,8
	Bas..	»	22	23	27	35	26,8

Castana vulgaris.

1° Face foliaire.	*Haut.*	1	3	2	2	4	5	5	7	2	4	5	8	4	2	14	4,5
	Bas..	15	11	8	7	16	12	17	16	9	7	10	13	8	6	7	10,8
2° Face opposée.	*Haut.*	9	9	5	8	12	13	12	5	5	10	10	5	4	4	12	8,2
	Bas..	13	9	5	7	11	10	10	6	7	2	10	8	5	2	10	7,6

Cerasus Avium.

1° Face foliaire.	*Haut.*	1	0	1	2	5	3	3	4	1	4	5	3	1	2	2.5
	Bas..	6	3	3	5	6	3	8	7	10	8	7	9	7	10	6,5
2° Face opposée.	*Haut.*	1	3	4	5	6	5	7	5	3	2	3	6	2	7	4,2
	Bas..	0	4	2	4	4	5	3	3	4	2	5	4	2	2	3,1

Ampelopsis hederacea.

1° Face foliaire.	*Haut.*	3	6	2	2	3,2
	Bas..	25	30	12	11	19,5
2° Face opposée.	*Haut.*	7	8	5	2	5,5
	Bas..	14	8	9	10	11,2

Robinia Pseudacacia.

1° Face foliaire.	*Haut.*	7	5	6	6	7	7	7	8	2	4	1	6	5,5
	Bas..	10	8	9	11	7	16	7	12	8	8	7	8	9,2
2° Face opposée.	*Haut.*	5	5	10	11	8	5	12	7	7	9	2	3	7
	Bas..	8	7	7	5	5	8	9	5	5	9	6	2	6,3

Populus alba.

1° Face foliaire.	*Haut.*	4	2	4	7	3	6	5	4	5	3	6	5	7	5	4	8	5	5	3	4	4,7
	Bas..	6	6	9	6	5	7	10	10	5	8	12	11	7	8	9	9	9	9	8	11	8,7
2° Face opposée.	*Haut.*	4	5	4	7	3	5	3	3	6	6	5	3	8	8	5	4	4	2	6	4	4,7
	Bas..	1	3	5	4	5	3	3	4	4	4	3	5	6	5	5	4	10	4	8	5	4,5

Sambucus nigra.

Feuilles opposées.	*Haut.*	6	4	4	4	7	3	6	4.9
	Bas..	11	7	8	11	9	8	7	8,7

Le fait se réalise encore d'une manière très marquée, quand on examine la région tigellaire d'une plante ligneuse. Ainsi, sur un jeune pied d'*Æsculus* j'ai compté, dans un centimètre, 26 lenticelles au-dessus de l'insertion des cotylédons contre 250 au-dessous.

Il existe encore pour les lenticelles d'origine péricyclique. Les plantes comprises dans le tableau ci-dessous (*Colutea*, *Ribes*, *Spiræa*, *Berberis*) forment leurs lenticelles aux dépens d'un parenchyme profond.

TABLEAU XII

Colutea arborescens.

											Moyenne.
1° Face foliaire.	*Haut.* / *Bas..*	51/50	49/54	34/37	51/54	55/54	41/56	42/39	49/44	43/70	46,1/50,9
2° Face opposée.	*Haut.* / *Bas..*	—	56/43	35/42	59/66	59/54	45/41	39/55	59/47	44/39	60/45	506/4

Ribes rubrum.

											Moyenne.
1° Face foliaire.	*Haut.* / *Bas..*	2/5	2/6	2/5	1/9	2/10	0/12	1/9	4/8	2/13	1,8/8,6
2° Face opposée.	*Haut.* / *Bas..*	4/2	4/3	4/3	7/3	7/1	5/3	6/6	6/3	9/3	5,8/3

Spiræa Lyndleyanu.

														Moyenne.
1° Face foliaire.	*Haut.* / *Bas..*	7/9	7/9	6/9	6/5	5/6	4/6	5/7	9/5	5/6	5/4	4/7	8/6	5,9/6,5
2° Face opposée.	*Haut.* / *Bas..*	7/7	6/6	6/7	13/11	5/8	6/5	11/10	12/8	13/8	5/6	7/9	9/9	8,3/7,8

Berberis vulgaris.

																	Moyenne.
1° Face foliaire.	*Haut.* / *Bas..*	4/0	6/0	2/0	3/1	3/1	4/0	3/2	5/3	4/0	9/3	6/2	2/0	3/4	3/3	4/2	4/1,4
2° Face opposée.	*Haut.* / *Bas..*	8/2	2/1	2/2	3/0	4/1	2/1	7/2	2/1	5/4	5/5	2/0	8/5	3/3	5/4	7/4	4,3/2,3

On voit que ces plantes obéissent à la même règle que les précédentes, sauf le *Berberis*. Or, pour cette plante, on sait que les feuilles avortent, et sont transformées en piquants. Cette exception est donc une de celles qui confirment la règle, et nous sommes en droit de dire que, *dans tous les*

cas, la feuille favorise la production des lenticelles situées au-dessous d'elle (1), *ou bien l'entrave pour les lenticelles situées au-dessus.*

Du reste elle favorise aussi leur développement. Dans le *Ribes,* par exemple, j'ai noté, pour les lenticelles situées au-dessous de la feuille, une taille beaucoup plus grande et même une porosité plus considérable.

Sur les pousses très longues de Redoul (*Coriaria myrtifolia*), provenant de rejets vigoureux, j'ai trouvé des lenticelles nombreuses formées tardivement sous l'épiderme *indépendamment des stomates.* Ces lenticelles étaient extrêmement abondantes au-dessous des insertions foliaires (les feuilles étaient déjà tombées), rares ou complètement absentes au-dessus (Voy. p. 88).

Il existe donc aux nœuds, spécialement au-dessous de la feuille, des conditions internes persistantes, qui ont dès le début une grande influence sur le développement lenticellaire, quelle que soit l'origine des lenticelles (sous un stomate, dans le péricycle, ou sous l'épiderme).

6° *Localisation étroite en rapport avec les membres de la plante.* — La conclusion que nous venons d'énoncer trouve sa confirmation dans un ensemble de faits particuliers d'un grand intérêt.

Trécul (**14**) avait déjà signalé la disposition des lenticelles en demi-couronne sous les insertions foliaires chez le Figuier (*Ficus Carica*), et quelques Saules (*Salix viminalis*, *S. babylonica*, *S. lanceolata*). Stahl (**15**, p. 593) a découvert une relation bien plus étroite encore, chez le Sapin blanc (« Weistanne » *Abies pectinata*) où les lenticelles naissent exactement aux cicatrices foliaires, et sont par conséquent disposées suivant une spirale régulière. Enfin Weisse (**39**), en étudiant les Monocotylédones, a trouvé que les lenticelles (ou des formations analogues) naissent parfois dans le voisinage des

(1) Dans le *Tamarix gallica,* plante dans laquelle les feuilles sont très peu développées, j'ai trouvé une exception semblable à celle de *Berberis.*

bourgeons axillaires (*Dracæna frutescens*, *Dr. fragrans*, *Yucca aloefolia*, *Iris germanica*, *Sansevieria spicata*?).

J'ai étendu ces observations et j'ai rencontré des rapports analogues chez un assez grand nombre de plantes. On trouve en effet des lenticelles étroitement localisées à la place de la cicatrice foliaire, ou bien de part et d'autre du bourgeon axillaire, dans les espèces ligneuses de Daphné (*D. Laureola*, *multiflora*, *Mezereum*, *Gnidium*) et de Véroniques (*Veronica speciosa*, *decussata*, *salicifolia*), où ce sont du reste les seules lenticelles que possède la plante. On en trouve aussi, à la même place, mais non exclusivement et d'une manière moins constante, chez les plantes suivantes : *Pelargonium Zonale*, *Ailantus glandulosa*, *Sambucus nigra*, *Aralia Sieboldii*, *Aucuba japonica*, et sur la tige souterraine de *Coriaria myrtifolia* et d'*Humulus Lupulus*. Dans la plupart de ces plantes, les lenticelles, quand elles existent, sont situées par paires de part et d'autre du bourgeon. Une relation semblable existe aussi dans un certain nombre de plantes herbacées, mais les lenticelles occupent au contraire les cicatrices foliaires. Les feuilles du bas de la tige tombent et laissent des cicatrices renflées en gros bourrelets annulaires, portant chacun une couronne de lenticelles, restées à l'état d'ébauches, ou bien développées (*Malva rotundifolia*, *Medicago sativa*, *Melilotus macrorhiza*, *Fæniculum officinale*, *Brassica oleracea*, *Br. nigra*, *etc.*).

Ces divers faits prouvent qu'il existe, au point d'insertion de la feuille, des conditions spéciales qui favorisent le développement lenticellaire. Toutefois il s'agit ici, non pas tellement d'une influence directe de la feuille, puisque celle-ci est toujours tombée quand ces lenticelles apparaissent, que d'autres influences qui existent au même endroit; le bourgeon en particulier semble avoir son influence propre.

Lorsque, du reste, il se forme des racines sur la tige, normales ou adventives, on rencontre souvent aussi des lenticelles au point d'insertion. Le cas du *Solanum Dulcamara* est,

à ce titre, connu depuis fort longtemps (**33**), et les observations de de Candolle sur les boutures de Saule s'y rapportent aussi (de Candolle **4**, H. Mohl **6**, Clos **12**). D'Arbaumont (**20**), a signalé également la sortie de racines adventives à travers des lenticelles pour *Ampelopsis*, Kleblahn (**33**) pour *Herminiera Elaphroxylon*, et Weisse (**39**, p. 311) pour *Dracæna frutescens*. A ces plantes, il faut ajouter les suivantes où j'ai reconnu les mêmes relations : *Solanum nigrum, Alnus glutinosa, Coriaria myrtifolia, Genista tinctoria, Humulus Lupulus, Mahonia Aquifolium, Polygonum sachalinense, Chenopodium urbicum* (?), *Sambucus nigra* (fig. 1), *Urtica dioïca* (?), (1).

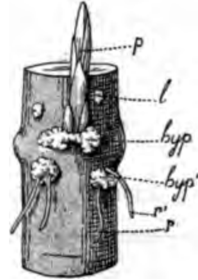


Fig. 1. — Fragment d'une tige de *Sambucus nigra*, placée à l'humidité, et montrant des lenticelles hypertrophiées. *hyp*, lenticelles développées sur la cicatrice foliaire en même temps que la pousse *p*; *hyp'*, lenticelles d'où sortent des racines adventives; *l*, lenticelle ordinaire.

Ainsi *le voisinage des feuilles, des bourgeons et des racines, en un mot des membres de la tige, est un lieu d'élection pour les lenticelles*. Nous verrons qu'il en est de même pour les membres de la racine (p. 46).

7° *Répartition des lenticelles sur les branches obliques.* — Haberlandt est le seul auteur qui se soit occupé sérieusement de la répartition des lenticelles (**18**, p. 23). « Sur des rameaux verticaux, dit-il, je ne pus jamais voir qu'une répartition uniforme des lenticelles. » Nous venons de voir que cette uniformité n'existe pas. Mais sur les branches horizontales de quelques arbres, il reconnut une répartition spéciale. « Les lenticelles sont bien plus nombreuses à la face inférieure de la branche qu'à la face supérieure. » Il admet que le rapport est en moyenne à peu près de 2 à 1,

(1) Les lenticelles situées à la base des racines caulinaires, comme celles situées auprès des bourgeons, sont souvent réduites à l'état d'ébauches, difficiles à reconnaître. On les aperçoit mieux en provoquant leur hypertrophie à l'air humide. C'est un cas de cette nature que représente la figure 1.

mais qu'il peut être beaucoup plus fort. Ce rapport varierait avec l'âge, de telle sorte que la répartition tendrait bientôt à devenir semblable sur les deux faces, excepté pour *Gleditschia Fontanesii* et *Triænodendron caspicum*.

J'ai fait quelques recherches de ce côté (tableau XIII).

TABLEAU XIII

Répartition des lenticelles sur les faces d'une branche oblique.

	NOMBRE TOTAL de lenticelles comptées.	NOMBRE DES LENTICELLES DANS 1 CENTIMÈTRE.		
		Face supérieure.	Face inférieure.	Rapport.
Alnus, 1 an	459	9,7	10,8	1,1
— 3 ans	809	4,6	3,7	0,8
Æsculus, 1 an	788	10,6	8,6	1,2
Castanea, 1 an	769	7	8,1	1,1
— 5 ans	445	5,6	8,1	1,4
Robinia, 1 an	211	1,6	2,4	0,8
— 4 ans	881	7,5	9	1,2
Sambucus, 1 an	711	4	3,5	0,9
Quercus, 3 ans	486	8,8	9,2	1
Tilia, 3 ans	301	6,7	7,7	1,1
Ulmus, 1 an	1163	7,2	6,9	1
— 2 ans	852	8,5	8,2	0,9

Les résultats ont été analogues à ceux d'Haberlandt mais bien moins accentués. Parfois même la répartition s'est trouvée *inverse*, on rencontrait plus de lenticelles à la face supérieure qu'à la face inférieure.

Ainsi sur un rameau horizontal d'*Alnus* de trois ans, portant 809 lenticelles, on en trouvait 448 à la face supérieure, contre 361 à la face inférieure. Le fait est remarquable, car sur une autre branche, âgée d'un an, c'était l'inverse : on trouvait 745 lenticelles à la face supérieure contre 827 à la face inférieure. Mêmes faits pour *Sambucus*, *Æsculus*, *Ulmus*. La règle établie par Haberlandt comporte donc des exceptions. Toutefois on peut dire qu'elle est habituellement confirmée, comme je l'ai reconnu

sur d'autres plantes (*Fraxinus*, *Cerasus*, *Sorbus*, *Quercus*, *Magnolia*).

Quant à la cause de cette inégalité de répartition, Haberlandt l'attribue à un avortement. Les stomates sont originairement répartis en nombre égal sur les deux faces, mais ceux de la face supérieure ne donnent pas tous des lenticelles, ou bien celles-ci avortent bientôt, ou bien encore elles sont rejetées par le périderme.

Indépendamment de cette cause de répartition inégale, vraisemblable du reste, surtout quand il y a beaucoup de lenticelles, il convient de tenir compte de l'inégalité d'accroissement des faces de la branche. J'ai observé de beaux exemples de cette inégalité d'accroissement, qui rend la moelle excentrique, sur diverses branches obliques (*Betula*, *Alnus*, *Sorbus*, et surtout *Tamarix*). Le côté supérieur était le plus développé, les lenticelles y étaient peu nombreuses parce qu'elles avaient été écartées par un plus fort accroissement en diamètre ; le seul aspect de ces lenticelles était du reste tout à fait concluant, car elles avaient accompagné elles-mêmes l'accroissement en s'élargissant beaucoup. Bien loin d'avorter, elles se développaient donc davantage. Le Tamarin (*Tamarix gallica*) m'a fourni un exemple particulièrement frappant à ce sujet.

Tout un massif de ces arbustes ayant été coupé près du sol, des rejets très vigoureux se développèrent. Les uns étaient droits et cylindriques, les autres obliques et aplatis transversalement. Sur tous ces rejets on voyait une multitude de lenticelles; mais tandis qu'elles étaient également réparties tout autour pour les pousses verticales, elles ne l'étaient pas du tout pour les pousses obliques. Sur une de celles-ci je comptai par centimètre carré:

A la face supérieure..................	46 lenticelles.
Sur les faces latérales................	66 —
Sur la face inférieure.................	0 —

La face inférieure manquait ici entièrement de lenticelles

sur toute une bande étroite qui restait parfaitement lisse. Il semble donc ici y avoir une contradiction complète avec l'opinion d'Haberlandt. En réalité, cette absence n'était pas absolument rigoureuse partout. En cherchant à la loupe, on trouvait facilement des endroits où une multitude de petits points indiquaient des ébauches de lenticelles, bien plus serrées en réalité que partout ailleurs, mais réduites à de très légères saillies de l'épiderme et incapables de se développer davantage. Au contraire, les autres lenticelles, surtout celles de la face supérieure, avaient pris un développement très sensible.

A ces différences pour les lenticelles correspondaient des différences de développement des deux faces de la tige. Je n'ai jamais rencontré une excentricité médullaire aussi forte : la distance de la moelle à l'épiderme était en haut de 8 à 9 millimètres, en bas de 1 à 2 millimètres. Toute la face supérieure de la tige était donc extraordinairement accrue, et cela dans chacune de ses parties, comme on pouvait facilement le voir au microscope : l'épiderme en particulier avait des cellules deux à trois fois plus larges qu'à la face inférieure. On voit que l'excès d'accroissement s'était porté jusque sur les lenticelles. C'est encore une confirmation de la règle que nous avons établie plus haut (p. 26) que le développement lenticellaire est en rapport avec la vigueur de la végétation.

Mais l'avortement complet des lenticelles de la face inférieure des branches à moelle excentrique est un cas tout à fait exceptionnel que je n'ai rencontré que dans le Tamarin. Dans toutes les autres plantes, on voit nettement que la face la moins développée possède les lenticelles les plus serrées. Nous devons noter du reste, pour être complets, que cette face n'est pas nécessairement l'inférieure : elle peut être de côté. Sur une branche de Frêne à moelle excentrique, le plan axile, qui séparait la face riche en lenticelles (18 par centimètre carré) de la face pauvre (13 par centimètre carré), était incliné à 45° sur l'horizontale.

8° *Répartition en séries régulières.* — Il arrive assez souvent que les lenticelles sont réparties en séries régulières. Ce dispositif est assez fréquent et dû le plus souvent à ce que la naissance de la lenticelle ne peut se faire que sur des bandes spéciales. C'est ce qui arrive quand la tige possède des faisceaux de collenchyme : les lenticelles occupent les sillons longitudinaux (*Sambucus*, *Robinia*). Mais alors les lenticelles ne sont pas sériées, ce qui a lieu très souvent au contraire pour les lenticelles tardives qui naissent au fond des crevasses. Ainsi d'après Stahl dans le *Lonicera tatarica* (**15**, p. 584), après que l'anneau scléreux qui entoure le cylindre central a été brisé en plusieurs lanières, on voit apparaître une série de lenticelles. J'en ai rencontré de très beaux exemples sur les tiges de *Spiræa lanceolata*, *Sarothamnus scoparius*, *Pelargonium Zonale*. Les bourrelets épais qui bordent les blessures anciennes de la plupart de nos arbres possèdent aussi bien souvent de très longues files de lenticelles (*Ulmus*, *Alnus*, *Castanea*, *Idesia*).

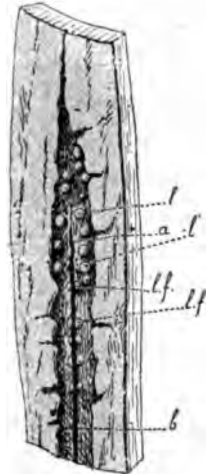


Fig. 2. — *Ulmus campestris*. Portion du rhytidome d'un gros tronc, avec une crevasse élargie et des lenticelles *l*, *l'*, au fond. Une fente plus profonde *a b* s'est produite au milieu, partageant les lenticelles *l. f.*, *l. f.*, d'une file médiane. (Réd. de 1/3.)

Enfin, au fond des crevasses de l'écorce des gros troncs, on trouve normalement des lenticelles serrées, disposées en une ou deux séries selon la largeur de la crevasse : ce sont les seules lenticelles des troncs âgés, à écorce crevassée, aussi elles y sont abondantes, quoique pas toujours nettement visibles (fig. 2).

Ceci nous amène à compléter ici ce que nous avons déjà dit sur l'influence de l'âge sur la répartition des lenticelles.

9° *Influence de l'âge sur la répartition des lenticelles.* — Les lenticelles primitives subsistent et grandissent tant que le

tronc reste lisse et que l'écorce est conservée. Elles sont seulement de plus en plus écartées par l'accroissement en diamètre. Mais il en apparaît bientôt de nouvelles entre les anciennes, lenticelles toujours plus petites au début, et que l'on doit qualifier de *secondaires* (Voy. p. 78).

C'est à trois ou quatre ans que les nouvelles lenticelles apparaissent sur le tronc et sur les branches du Châtaigner. C'est aussi à peu près à cet âge qu'elles apparaissent pour les autres arbres ; mais quand la végétation est vigoureuse, elles naissent beaucoup plus tôt, parfois même dans le courant de la première année. Pour les Conifères ce sont les premières lenticelles de la plante.

Elles apparaissent par plages spéciales (*Castanea*), d'abord sur les plus longs entre-nœuds, où les lenticelles primaires sont plus écartées. Il en apparaît ensuite sans cesse de nouvelles entre les anciennes à mesure que le tronc grossit. *De la sorte, la répartition par unité de surface varie peu.* Mais le plus souvent cette répartition devient impossible à apprécier à cause de l'apparition des crevasses au fond desquelles se forment exclusivement les lenticelles. Quand au contraire le tronc reste lisse ou bien que le rhytidome tombe sous forme d'écailles (Platane), cette répartition constante s'aperçoit indéfiniment.

10° *Lenticelles des arbres à rhytidome.* — Quand le tronc produit un rhytidome crevassé, les crevasses se forment en général à travers les lenticelles (fig. 2).

C'est ce qu'avait observé Mohl (**9**), et cet auteur crut que les lenticelles étaient ainsi définitivement détruites. Stahl, au contraire, a montré qu'elles ne disparaissaient pas plus dans ce cas des arbres à écorce crevassée que dans celui des arbres à écorce unie. Cependant Mohl a raison, les lenticelles atteintes par la rupture de l'écorce sont réellement rejetées, le plus souvent, avec une portion épaisse de parenchyme. Les lenticelles que l'on trouve ensuite, au fond de la crevasse, ne sont plus les mêmes, ce sont de

nouvelles formations, nées bien au-dessous des anciennes, et après la cicatrisation de la plaie par un périderme. Quand les crevasses sont peu profondes la lenticelle subsiste, il est vrai, mais alors le rhytidome ne se produit pas, ou plutôt il se réduit aux régions lenticellaires.

Les lenticelles nées au fond des crevasses sont naturellement sériées en files longitudinales, comme on le voit pour *Ulmus* (fig. 2) mais il faut un examen attentif pour les apercevoir à cause de leur situation. Du reste, quand le rhytidome est caduc, les lenticelles tombent aussi avec les écailles, et de nouvelles lenticelles se forment encore dans le nouveau périderme sous-jacent (*Platanus*, *Malus*).

Le *Castanea* présente un cas intermédiaire intéressant à étudier, il possède des crevasses avec un rhytidome caduc. Dans tous les cas on voit donc que chez les arbres à rhytidome les lenticelles sont entièrement renouvelées en même temps que les assises péridermiques.

Résumé. — L'étude que nous venons de faire a porté sur la répartition des lenticelles de la tige et des branches. Elle nous a montré que cette répartition obéit à des règles. Elle dépend en particulier de la longueur ou du diamètre de la branche ou de l'entre-nœud, c'est-à-dire de la vigueur de la végétation. Elle dépend aussi du numéro d'ordre de l'entre-nœud. Et sur chaque entre-nœud la région située au-dessous de chaque insertion foliaire est plus riche que la région placée au-dessus. Du reste, le point d'où sort un bourgeon ou une racine sur la tige est aussi un lieu d'élection des lenticelles. Sur les branches inclinées ou horizontales, la répartition dépend aussi des faces, plus faiblement pourtant que ne le croyait Haberlandt. Il y a lieu, d'autre part, de distinguer une répartition primitive, et une répartition actuelle, cette dernière variant sans cesse avec l'accroissement. On peut observer une disposition régulière en séries longitudinales pour beaucoup de lenticelles tardives. Avec l'âge, la répartition par unité de surface tend à se maintenir

entre d'étroites limites parce qu'il naît sans cesse des lenticelles entre les anciennes, ou à leur place.

III. — Distribution des lenticelles sur la racine.

1° *Historique.* — Les lenticelles existent sur la racine comme sur la tige, mais elles ont été découvertes beaucoup plus tard. Germain de Saint-Pierre (**11** et **16**, p. 611) est le premier auteur qui ait nettement signalé leur présence sur les racines de plantes ligneuses et même de plantes herbacées. Mieux décrites par Gibelli (**13**) pour les racines de Mûrier, elles ont été, en 1893, reconnues par Stahl (**15**, p. 612) sur les racines de tous les arbres qui montrent des lenticelles sur la tige. Mais il ne donne aucun détail à leur sujet. En 1875, Costerus (**17**), les reconnut aussi et les étudia sur les racines de certaines Monocotylédones; et deux ans plus tard O.-L. Müller (**19**, p. 10) décrivit leur structure et leur développement sur les racines des Dicotylédones. Klebahn (**31**) reconnut après lui que les lenticelles de la racine ressemblaient singulièrement à celles de la tige. Dans le dernier travail sur les lenticelles, paru en 1897, Weisse (**39**) parle encore des lenticelles trouvées sur les racines de diverses Monocotylédones, et confirme le travail de Costerus.

Il résulte de toutes ces recherches que les lenticelles existent aussi fréquemment sur la racine que sur la tige. Nous pouvons même dire, contrairement à l'assertion de Müller (**19**, p. 43), qu'elles existent parfois sur la racine alors qu'elles sont absentes sur la tige. Outre les plantes ligneuses que Müller signale lui-même (*Vitis vulpina*, et *Tecoma grandiflora*), l'Ajonc (*Ulex europæus*) fait exception à cette règle. Mais les exceptions deviennent particulièrement nombreuses quand on considère les plantes herbacées, car, comme nous l'avons vu plus haut (p. 12), la racine de ces plantes possède bien plus souvent des lenticelles que leur tige.

2° *Répartition des lenticelles sur la racine selon l'espèce.* — A ma connaissance aucun auteur n'a compté les lenticelles de la racine. Encore moins a-t-on étudié leur répartition. Nous verrons cependant que cette répartition est tout à fait intéressante.

Les lenticelles sont toujours moins visibles sur la racine que sur la tige, partant moins faciles à dénombrer. Mais en outre, leur présence est moins constante dans une même espèce. Ainsi pour le *Pinus maritima*, par exemple, il m'est arrivé de rencontrer, chez certains sujets, les lenticelles en abondance et bien développées jusque sur des racines n'ayant que 1 à 3 millimètres de diamètre, et dans d'autres cas, je les cherchais en vain sur des racines ayant 1 à 2 centimètres. Il est possible que les lenticelles fussent alors encore présentes mais très peu développées, et partant peu visibles. Des faits analogues se présentent pour toutes les racines, et c'est pourquoi il est difficile de donner quelque chose de tout à fait général sur le nombre des lenticelles de la racine. Ce n'est que dans très peu d'espèces où elles sont bien visibles, qu'elles se rencontrent avec assez de constance pour être comptées.

Le petit tableau suivant donne une idée de cette répartition dans quatre espèces :

TABLEAU XIV

NOMS.	LONGUEUR en millimètres.	DIAMÈTRE en millimètres.	NOMBRE DE LENTICELLES. Total.	Par centimètre.	Par centim. car.
Prunus spinosa..........	280	12	114	4,9	1,3
Pinus maritima.........	400	35	250	6,2	0,56
—	430	24	293	6,8	0,9
Quercus pedunculata.....	300	11	265	8,8	2,5
Ulmus campestris........	280	14	100	3,5	0,9

Dans ce tableau, je n'ai pas indiqué l'âge, parce que les

couches annuelles sont plus difficiles à apprécier dans la racine que dans la tige.

On voit que les lenticelles sont relativement peu nombreuses puisque souvent on en rencontre moins d'une au centimètre carré. Il est vrai que la plupart d'entre elles étaient très grandes, beaucoup plus que celles de la tige, surtout pour *Pinus*.

3° *Répartition selon les faces de la racine.* — Les racines étant très souvent horizontales ou obliques, il m'a paru intéressant de chercher s'il existe une différence entre les deux faces. Cette différence existe en effet, et, chose curieuse, elle est exactement en sens inverse de celle que présentent les rameaux obliques. *Dans les racines horizontales ou obliques, la face supérieure possède plus de lenticelles que la face inférieure.* C'est ce qui ressort, du moins, du tableau suivant :

TABLEAU XV

Répartition des lenticelles sur les racines non verticales.

NOMS.	Longueur en millimètres.	Diamètre en millimètres.	NOMBRE DE LENTICELLES.						
			Total.	PAR CENTIMÈTRE.			PAR CENTIMÈTRE CARRÉ.		
				Face supérieure.	Face inférieure.	Total.	Face supérieure.	Face inférieure.	Moyenne.
Prunus spinosa....	240	12,3	96	2,2	1,7	3,9	1,2	1,	1,1
Pinus maritima....	400	21,6	136	0,9	0,8	3,4	0,52	0,48	0,5
Quercus pedunculata...........	450	9	221	2,9	1,9	4,8	2,2	1,4	1,8
Robinia Pseudacacia............	300	14	123	2,2	1,9	4,1	1	0,88	0,94
Id.	380	7,5	206	3,5	2,3	5,4	2,6	2	2,3
Ulmus campestris..	300	6,4	84	1,5	1,3	2,8	1,4	1,2	1,3

De ce tableau il résulte que chez *Prunus spinosa*, par exemple, on trouvait sur 10 centimètres de longueur de la racine, 22 lenticelles à la face supérieure et 17 seulement à

la face inférieure. Et les autres plantes montrent aussi des différences semblables.

Pourtant quand la moelle est excentrique, ce qui arrive aussi pour les racines comme pour les rameaux, la répartition peut être changée. Ainsi pour une racine de *Castanea* j'ai compté, sur un fragment de 32 centimètres, 115 lenticelles à la face supérieure et 192 à la face inférieure. Cette répartition inverse de la règle correspondait à une grande excentricité de la moelle, celle-ci étant placée, non au centre géométrique, mais environ au tiers inférieur du diamètre vertical. Les lenticelles de la face supérieure étaient fortement étirées en travers.

Pour la racine de *Pinus maritima* portée sur le tableau nous devons faire une remarque du même ordre. La racine, très grosse, possédait visiblement 4 rangées longitudinales de très larges lenticelles, l'une à la face supérieure, l'autre en dessous, les autres sur les côtés.

On a compté pour ce sujet la répartition dans chaque file, et il s'est trouvé qu'entre les côtés il existait une différence plus forte qu'entre le dessus et le dessous. J'ai compté en effet :

Face supérieure.......	37	Côté droit.........	36
Face inférieure........	34	Côté gauche.......	29

Je ne fais que signaler cette différence en passant, car elle tenait aussi à une excentricité latérale de la moelle. Mais il convient d'insister d'une manière spéciale sur cette répartition en séries longitudinales que nous venons de rencontrer chez le Pin. Ce n'est pas là un fait accidentel ou isolé, je l'ai rencontré sur toutes les autres racines de Pin qui possédaient d'abondantes lenticelles, et j'ai pu reconnaître *que cette disposition correspondait exactement à celle des radicelles*. Car du milieu de beaucoup de ces lenticelles il sortait encore une petite racine.

Nous sommes ainsi amenés à rechercher s'il n'existe pas un rapport de situation et d'origine entre les lenticelles et

les ramifications de la racine. C'est en somme une étude parallèle à celle que nous avons faite quand nous avons cherché pour la tige un rapport entre ses lenticelles et ses ramifications (p. 33). Mais aucun auteur ne semble avoir fait d'observations à ce sujet pour la racine et les radicelles.

4° *Lenticelles situées au point d'insertion des radicelles.* — a. *Examen à l'œil nu.* — J'ai tout d'abord fait un examen purement macroscopique sur des racines déjà volumineuses, ayant environ un centimètre de diamètre ou plus, parce que les lenticelles y étaient bien visibles. Pour les plantes ligneuses j'ai rencontré des lenticelles à la base des radicelles dans un grand nombre de cas (*Acer*, *Ailantus*, *Populus*, *Salix*, *Ulex*, *Sarothamnus*, *Gleditschia*, *Robinia*, *Cratægus*, *Prunus*, *Cerasus*, *Persica*, *Malus*, *Daphne*, etc. [Pl. I, fig. 3, 4, 8]).

Toutefois, il existe aussi le plus souvent des lenticelles indépendantes. Chez les plantes herbacées, au contraire, les lenticelles sont toutes au voisinage immédiat d'une base de racine, ordinairement sur un bourrelet partant de cette base. Parmi les plantes signalées page 12, je n'ai rencontré de lenticelles indépendantes des radicelles que sur les racines de *Dahlia*, *Cannabis*, *Linaria*, et *Datura*.

Dans certaines plantes (*Pinus*, *Robinia* [Pl. I, fig. 8], *Sambucus*, *Daphne*, *Ulex*, *Sarothamnus* et presque toutes les racines de plantes herbacées munies de lenticelles) toutes les radicelles sont accompagnées de lenticelles à leur base. Dans d'autres (*Ulmus*, *Prunus*, *Populus* [Pl. I, fig. 3]), beaucoup de radicelles n'ont à leur base rien de particulier, mais quelques-unes sont accompagnées de lenticelles. Enfin quelques plantes ligneuses semblent dépourvues de lenticelles baso-radicellaires.

La racine sort parfois du milieu même d'une lenticelle, très souvent aussi elle est simplement accompagnée par deux lenticelles latérales, situées l'une à droite, l'autre à gauche de sa base (Pl. I, fig. 8).

Ce dispositif est une transition vers les bourrelets len-

ticellaires, si habituels chez les plantes herbacées (fig. 3), et qui sont aussi très développés chez quelques plantes ligneuses (*Daphne*, *Sarothamnus*, *Ulex*). On trouve alors de part et d'autre de la radicelle une série de lenticelles de plus en plus petites sur un bourrelet plus ou moins saillant qui entoure la racine mère. C'est ce qu'on voit nettement sur la racine de Luzerne, représentée figure 3 (*l*, *l'*, *l''*, *l'''*). Ces bourrelets sont du reste tout à fait analogues à ceux que l'on trouve aussi sur la tige (*Malva*. *Veronica*, etc.) et qui correspondent aux cicatrices foliaires. On pourrait les considérer comme des *nœuds de racines* (1).

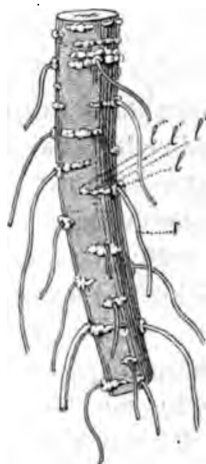


Fig. 3. — Racine de *Medicago sativa*. Région voisine du collet, (réduite de 1/3). A la base de chaque radicelle I on aperçoit un renflement transverse formé par des lenticelles *l*, *l'*, *l''*, *l'''*, de plus en plus petites. Ici ces lenticelles étaient naturellement hypertrophiées.

Nous pouvons conclure de ces observations macroscopiques que le *niveau d'insertion des radicelles semble être un lieu d'élection spécial pour les lenticelles de la racine*.

Ce fait important, qu'il faut rapprocher de celui signalé à la page 35, paraît avoir échappé complètement aux observateurs jusqu'à aujourd'hui. C'est que, en général, on s'est adressé à des racines déjà volumineuses, sur lesquelles les radicelles étaient ou tombées, ou bien très développées ; sur lesquelles aussi d'autres lenticelles plus tardives et méritant d'être appelées *lenticelles secondaires*, s'étaient formées entre les anciennes. Pour apercevoir la répartition primitive des lenticelles sur la racine, il faut s'adresser à des racines encore jeunes, ayant un à trois ans au plus, et le plus souvent très minces. Mais à l'œil nu on n'aperçoit alors, le plus souvent, pas de lenticelles à la base des radi-

(1) D'autant plus que les racines adventives s'y développent de préférence, comme ceci arrive aux véritables nœuds, sur la tige.

celles, parce que la chute de l'écorce a rendu la surface rugueuse et inégale. Tout au plus distingue-t-on un renflement douteux. Le secours du microscope devient alors indispensable.

b. *Examen au microscope.* — J'ai donc pratiqué des coupes, sur des racines de $0^{mm},5$ à 3 millimètres de diamètre, pour y chercher si des lenticelles existent au point d'insertion des radicelles. J'ai donné à cette recherche une assez grande extension, car elle a porté sur environ 155 espèces. J'ai reconnu de suite que des lenticelles existaient réellement à cette place dans un très grand nombre de cas. Sur les 155 espèces examinées, 93 possédaient des lenticelles baso-radicellaires (soit 60 p. 100). Dans 21 autres espèces on ne trouvait qu'une ébauche plus ou moins douteuse. Dans 31 enfin, soit 20 p. 100 seulement, je n'en ai pas trouvé.

Il y a lieu du reste de distinguer ici, comme pour la tige, les plantes ligneuses et les plantes herbacées, car les premières sont plus riches.

Plantes ligneuses. — Sur 85 espèces examinées, 61 avaient des lenticelles baso-radicellaires, 7 n'avaient que des ébauches, 17 n'avaient rien ;

TABLEAU XVI

Liste des plantes ligneuses sur lesquelles on a trouvé des lenticelles à la base des radicelles.

61 sur 80 examinées (76 p. 100).

Abies balsamea.
A. Nordmanniana.
A. cephalonica.
Acer Negundo.
A. Pseudo-Platanus.
Armeniaca vulgaris.
Aralia Sieboldii.
Astragalus glycyphyllos.
Ailantus glandulosa.
Alnus glutinosa.
Ampelopsis Vetchii.
Æsculus Hippocastanum.
Betula alba.
Castanea vulgaris.
Cedrus Deodara.
Cornus sanguinea.
Carpinus Betulus.
Cratægus corallina.
Cephalotaxus drupacea.
Cerasus avium.
C. Lauro-Cerasus.
Cratægus Oxyacantha.
Cydonia vulgaris.
Coriaria myrtifolia.
Coronilla Emerus.
Cercis siliquastrum.
Cissus discolor.
Cerasus Mahaleb.
C. Padus.
Evonymus japonicus.
Fraxinus excelsior.
Ficus elastica.
F. Carica.
Gleditschia Triacanthos.
Ilex Aquifolium.
Idesia polycarpa.
Juniperus communis.
Juglans regia.
J. nigra.
Ligustrum japonicum.
L. vulgare.
Laurus nobilis.
Malus communis (Pl. I, fig. 4).
Mahonia Aquifolium.
Medicago arborea.
Platanus vulgaris.
Persica vulgaris.

Pinus maritima.	*Robinia Pseudacacia.*	*Sarothamnus scoparius.*
Pirus communis.	*Rubus micranthus.*	*Tamarix gallica.*
Prunus spinosa.	*Rhamnus Frangula.*	*Ulmus campestris.*
Populus alba.	*Sambucus nigra.*	*Ulex europæus.*
Populus pyramidalis (Pl. I, fig.3).	*Spiræa lanceolata.*	*Viburnum Tinus.*
	Salix babylonica.	*Veronica speciosa.*
Pittosporum undulatum.	*Syringa vulgaris.*	*Vitis Riparia.*
Quercus pedunculata.	*Salisburia adiantifolia.*	*Vitis Æstivalis.*

Nota. — Pour la plupart des plantes examinées, on a rencontré du premier coup une ou deux lenticelles baso-radicellaires. Pour quelques plantes seulement, il a fallu chercher à la base d'autres radicelles (*Acer Negundo*, *Cercis siliquastrum*, *Evonymus japonicus*, *Salisburia adiantifolia*, *Ilex Aquifolium*, *Laurus nobilis*, *Quercus pedunculata*, *Æsculus Hippocastanum*).

En général les avortements de ces lenticelles sont plus fréquents quand les radicelles sont nombreuses.

TABLEAU XVII

Ébauches lenticellaires à la base de la radicelle.

(4 plantes.)

Acer campestre. — *Fagus sylvatica.* — *Hedera Helix.* — *Populus Tremula.*

TABLEAU XVIII

Sans lenticelles ni ébauches (15 plantes sur 80, soit 19 p. 100).

Buxus sempervirens.	*Latania borbonica.*	*Spiræa prunifolia.*
Clematis Vitalba.	*Mimosa dealbata.*	*Vitis Rupestris.*
Dracæna congesta.	*Salix capræa.*	*Viburnum Opulus.*
Erica vulgaris.	*Rosa canina.*	
Ficus repens.	*Rhamnus Alaternus.*	

Cas spéciaux : *Evonymus europæus*, *E. japonicus.*

On est surpris de trouver *Salix capræa* dans cette liste. Il est probable qu'en cherchant on trouverait des lenticelles à la base de ses racines. Pour bon nombre des autres plantes, (*Buxus*, *Clematis*, *Erica*, *Rosa*, *Vitis*), la probabilité contraire est plus vraisemblable, car ces plantes n'ont pas de lenticelles sur leur tige, ou rarement.

Plantes herbacées. — Sur 60 espèces examinées, 32 avaient des lenticelles baso-radicellaires, 14 n'avaient que des ébauches, 14 n'avaient rien.

TABLEAU XIX

Liste des plantes herbacées avec lenticelles baso-radicellaires bien développées.

(32 espèces sur 60 examinées, soit 53 p. 100.)

Astragalus glycyphyllos.	*Dahlia variabilis.*	*Phytolacca decandra.*
Amarantus caudatus.	*Daucus Carota.*	*Pastinaca sativa.*
Brassica Napus.	*Eryngium campestre.*	*Raphanus sativus.*
Br. oleracea.	*Geum urbanum.*	*R. sativus* (var. noire).
Br. nigra.	*Humulus Lupulus.*	*Ricinus communis.*
Chenopodium urbicum.	*Lychnis dioïca.*	*Raphanus Raphanistrum.*
Chenopodium sp.	*Lavatera arborea.*	*Spinacia oleracea.*
Cannabis sativa.	*Malva rotundifolia.*	*Thladiantha dubia.*
Cynoglossum officinale.	*Medicago sativa.*	*Urtica dioica.*
Chærophyllum temulum.	*Melilotus alba.*	*Verbascum Thapsus.*
Dipsacus silvestris.	*M. macrorhiza.*	

TABLEAU XX

Liste des plantes herbacées ayant seulement un bourrelet lenticellaire à la base des radicelles.

(14 espèces sur 60 examinées, soit 23 p. 100.)

Angelica heterocarpa.	*Centaurea Calcitrapa.*	*Rumex Patientia.*
Anthemis mixta.	*Erigeron canadensis.*	*R. aquaticus.*
Apium Petroselinum.	*Fœniculum officinale.*	*Sonchus oleraceus.*
Bryonia dioïca.	*Lactuca sativa.*	*Verbena officinalis.*
Beta vulgaris.	*Lunaria biennis.*	

TABLEAU XXI

Liste des plantes herbacées sans lenticelles ni bourrelets baso-radicellaires.

(14 espèces sur 60 examinées, soit 23 p. 100.)

Datura Stramonium (?)	*Rubia peregrina.*	*V. minor.*
Fragaria vesca.	*Sedum acre.*	*Viola odorata.*
Justicia coccinea.	*Sambucus Ebulus.*	*Vicia Faba.*
Lupinus albus.	*Teucrium Scorodonia.*	*Xanthium macrocarpum.*
Pisum sativum.	*Vinca major.*	

Par l'inspection de ces divers tableaux, on voit que les lenticelles sont présentes à la base des radicelles dans la grande majorité des cas. Il s'agit donc d'un fait général. D'autre part je n'ai jamais rencontré, sur les fines racines, de lenticelles ailleurs qu'à la base des radicelles. Si plus tard on trouve souvent des radicelles non accompagnées de lenticelles, ces exceptions doivent être dues à des avortements analogues à ceux qui se produisent aussi pour la

tige (lenticelles sous-stomatiques) et que nous étudierons à part (p. 158). Ces avortements sont souvent assez tardifs pour laisser des ébauches très avancées, mais ils peuvent être très hâtifs. On a une preuve évidente qu'il y a un avortement, quand on examine des racines où ces lenticelles sont ordinairement très développées (*Sambucus*, *Robinia*, *Ulmus*). A côté de radicelles ayant deux lenticelles latérales, on en trouve d'autres n'en ayant qu'une seule (Voy. Pl. I, fig. 3), d'autres enfin n'en ayant pas du tout.

Nous pouvons donc établir comme un fait absolument général, que *les premières lenticelles de la racine sont exclusivement localisées au point d'insertion des radicelles. Elles existent, même sur de très fines racines ayant un millimètre ou moins de diamètre, quoique le plus souvent peu ou point visibles à l'œil nu.*

Nous avons déjà reconnu pour la tige (p. 35) que les lenticelles naissent de préférence dans le voisinage des feuilles, et plus tard des bourgeons ou des racines latérales ou adventives. Nous sommes ici en présence d'un fait semblable, la naissance des lenticelles à la base d'un membre.

Lorsque, du reste, la racine donne naissance à des bourgeons, ces bourgeons apparaissent aussi accompagnés de lenticelles latérales (observé sur une racine de Pommier mise en bouture). Nous pouvons donc exprimer une conclusion tout à fait générale :

Sur la racine comme sur la tige, les lenticelles naissent de préférence ou exclusivement (*Daphne*, *Veronica*), *au voisinage des membres.*

Cette relation est masquée pour la tige comme pour la racine par des avortements plus ou moins complets, mais elle n'en existe pas moins.

3° *Apparition tardive de lenticelles secondaires.* — Les lenticelles produites à la base des radicelles sont les premières formées. Mais plus tard il en naît fréquemment de nouvelles entre les anciennes, à mesure que la racine grossit. Ce sont

ces lenticelles secondaires qu'on a le plus souvent étudiées, parce qu'elles sont de suite plus grosses. Elles naissent en des points quelconques, comme pour la tige, de manière à maintenir à peu près la même répartition par unité de surface (*Robinia*).

Ou bien elles naissent suivant les files longitudinales de radicelles, entre les anciennes (*Daphne*, *Sarothamnus*, *Pinus*, etc.). Ce dernier cas se produit quand les lenticelles primitives sont étirées en bourrelets transverses, et les nouvelles ont alors le même aspect.

Il existe donc, pour la racine comme pour la tige, des lenticelles primitives, ayant un lieu de naissance toujours nettement déterminé ; et des lenticelles secondaires à naissance moins visiblement localisée.

Résumé. — L'étude de la répartition des lenticelles sur la racine nous a montré deux faits intéressants :

1° *Le nombre des lenticelles sur les racines obliques ou horizontales est plus faible à la face inférieure qu'à la face supérieure. C'est l'inverse de ce qui existe pour les branches.*

2° *La racine possède, comme la tige, deux sortes de lenticelles : Les unes primaires, naissant de bonne heure à la base des radicelles ; elles sont analogues aux lenticelles sous-stomatiques de la tige. Les autres secondaires, naissant plus tard entre les premières à mesure que le membre grossit. La répartition, primitive ou secondaire, peut être troublée par des avortements.*

IV. — Lenticelles des autres organes.

1° *Pétioles.* — Hugo Molh (**9**) niait l'existence des lenticelles sur les pétioles foliaires. Stahl (**15**) signala leur apparition en automne à la base de gros pétioles de *Juglans*, *Sambucus*. *Ailantus*, *Paulownia*. Costerus (**17**) trouva aussi des lenticelles sur les pétioles des *Angiopteris*. Müller (**19**) a généralisé ces données, il affirme leur présence sur tous les pétioles de plantes formant des lenticelles sous les

stomates de leur tige (exceptions : *Rhamnus*, *Robinia*). Les pétioles des Monocotylédones, des Gymnospermes et des Dicotylédones ne formant pas de lenticelles sous leurs stomates caulinaires, n'en forment pas non plus sous leurs stomates pétiolaires.

Les lenticelles des pétioles sont toujours des formations dont l'évolution est lente; de sorte qu'elles ne deviennent bien visibles qu'en automne, et souvent elles restent à l'état d'ébauches.

Mes propres recherches n'ajoutent rien de nouveau sur ce sujet aux résultats établis par Müller.

2° *Pédicelles floraux et fructifères.* — Au point de vue des lenticelles ces organes semblent intermédiaires entre les pétioles et les axes foliaires. Müller (**19**, p. 18) pense que la règle établie plus haut pour les pétioles, s'applique aussi aux pédicelles floraux et fructifères.

3° *Fruits.* — La surface de divers fruits charnus possède aussi des lenticelles. Müller (**19**, p. 18) signale le faux fruit des Pomacées, les fruits d'*Æsculus* et *Juglans*. J'ai signalé aussi les énormes verrues du fruit de diverses Cucurbitacées comme étant des formations très analogues aux lenticelles au moins par leur porosité (**45**).

V. — Dimensions et formes des lenticelles.

La grandeur des lenticelles varie avec les divers facteurs qui agissent sur leur nombre et sur leur répartition : espèce, lignosité, vigueur de végétation, et situation. En outre, cette grandeur varie sensiblement avec le nombre même des lenticelles et avec le milieu. Étudions ces diverses influences.

1° *Influence de l'espèce et de la nature de l'organe.* — L'influence de l'espèce est évidente, mais il faut, pour l'ap-

précier, comparer des plantes où la répartition est analogue ; par exemple, le Sureau et le Charme. Le Sureau a toujours de grandes lenticelles, le Charme n'en a jamais que de petites. Il en est de même d'un grand nombre d'autres plantes.

L'*influence de la nature de l'organe*, herbacée ou ligneuse, axile ou appendiculaire, est également considérable. Les lenticelles, si apparentes sur les tiges ligneuses, sont avortées sur la presque totalité des tiges herbacées. Il faut, pour les rencontrer, les chercher près du sol, ou bien sur les racines, c'est-à-dire dans un endroit où le milieu favorise leur développement ; et encore, pour les tiges, ne les rencontre-t-on souvent que sur des individus très développés.

Les pétioles des plantes ligneuses sont assez analogues aux plantes herbacées ; leurs lenticelles sont tardives, et restent souvent à l'état d'ébauches. Sur les tiges ligneuses vertes, le développement lenticellaire est aussi moindre que sur les autres et surtout plus tardif (*Ilex*, *Aucuba*, *Acer negundo*, *Laurus nobilis*, *Rosa*, *Jasminum*, *Limonium*, *etc.*).

2° *Influence du nombre des lenticelles.* — L'influence du nombre est particulièrement intéressante. Si l'on compare une plante à lenticelles très nombreuses (*Prunus*, *Tamarix*, *Glycine*, *Persica*, *Armeniaca*), avec une plante à lenticelles peu nombreuses (*Sambucus*, *Coriaria*), on voit qu'en général *les lenticelles sont d'autant plus petites qu'elles sont plus nombreuses.* Mais l'influence propre de l'espèce masque souvent les différences. Il vaut mieux comparer les régions inégalement riches d'un même organe. Si l'on compare par exemple la base des pousses (*Quercus*, *Castanea*, *Rhamnus*), où les lenticelles sont nombreuses, avec le milieu, où elles sont très écartées, on trouve qu'elles sont petites dans le premier cas, grandes dans le second. Tout à fait à la base, les lenticelles sont parfois tellement petites et si peu développées qu'elles deviennent difficiles à distinguer. Dans l'un et l'autre cas, les lenticelles trop nombreuses peuvent

avorter complètement ou en grande partie (*Viburnum Opulus* (15), *Prunus*, *Cornus*, *Vitis*, *Tamarix, etc.*) (Voy. d'autres exemples p. 158).

Il existe donc un balancement entre le nombre et la taille des lenticelles : *plus il existe de lenticelles, par unité de surface, moins ces lenticelles sont développées.*

Le même fait existe aussi pour la racine, quoique plus difficile à dévoiler parce que les lenticelles primaires y sont peu visibles.

L'existence de ce balancement explique pourquoi les lenticelles qui tendent à naître à la base des membres avortent beaucoup plus souvent pour la tige que pour la racine. Pour la tige, en effet, il existe sur toute la surface des lenticelles bien développées (lenticelles sous-stomatiques) juste au moment où les autres lenticelles tendraient à naître sur la cicatrice foliaire ou à côté du bourgeon. Les premières lenticelles empêchent presque toujours les secondes de se développer, en vertu même du balancement signalé ci-dessus. Mais quand la tige n'a pas de stomates (*Daphne*, *Veronica*), les lenticelles tardives dont il s'agit se développent à coup sûr, parce qu'elles sont alors les premières. Tel est aussi le cas normal pour les racines : ces organes étant toujours dépourvus de stomates, les lenticelles baso-radicellaires sont les premières qu'ait l'organe, et c'est en partie pour cela qu'elles avortent beaucoup moins que les lenticelles analogues de la tige.

3° *Influence de l'accroissement du membre.* — La vigueur d'accroissement agit sur les dimensions des lenticelles comme sur leur nombre. Plus la végétation est puissante, plus les lenticelles sont grandes. On ne les trouve grosses et bien formées, dans certains cas, que sur les rameaux vigoureux. (*Betula*, *Prunus*, *Berberis*, etc.). Quand l'une des faces s'accroît beaucoup plus, les lenticelles le font aussi (*Tamarix*, p. 37). Sur une même pousse, les lenticelles les plus développées sont celles des plus longs entre-nœuds.

La lenticelle tend donc toujours à grandir en même temps que l'organe qui la porte, et ceci influence non seulement sa taille, mais aussi sa forme.

Ainsi sur la tige, les lenticelles naissant d'ordinaire avant que l'entre-nœud ait fini la croissance longitudinale, elles sont étirées dans le même sens. La plupart des lenticelles jeunes ont, en effet, tout d'abord cette forme allongée, et la gardent longtemps; leurs lèvres sont longitudinales (*Sambucus*, *Coriaria*, etc.). Dans quelques plantes les lenticelles s'élargissent ensuite, à mesure que la plante grossit, prenant une disposition transverse en forme d'arc ou même d'anneau partiel. Leurs dimensions peuvent atteindre et dépasser un centimètre (tiges de *Betula*, *Cerasus*, *Robinia*, racines de *Pinus*, *Daphne*, *Daucus*, et d'un grand nombre de plantes herbacées).

Toutefois, la plupart des lenticelles gardent des dimensions faibles, souvent petites (*Fraxinus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Æsculus*, *Castanea*, *Quercus*, etc.), parce qu'elles ferment leurs extrémités à mesure que la tige grossit et les distend. La lenticelle n'est donc pas passive dans ce phénomène. Même lorsque la lenticelle suit l'accroissement, il arrive d'ordinaire qu'elle se résout en plusieurs petites disposées en série (tige de *Rhamnus Frangula*, tige de *Sarothamnus*, tige et racines de beaucoup de plantes herbacées).

4° *Influence de la situation.* — Les lenticelles sont un peu plus proéminentes, en général, au voisinage des nœuds, audessous de l'insertion foliaire, et aussi au-dessous des branches obliques.

Le développement de chaque lenticelle est donc influencé par les mêmes causes actives que celles qui augmentent leur nombre (situation, vigueur de végétation, etc.).

5° *Influence du milieu.* — Au voisinage du sol les lenticelles sont souvent gonflées (*Alnus*, *Gleditschia*, *Coriaria*, *Castanea*, *Fraxinus*, *Ligustrum*, *Cannabis*, *Melilotus*, *Malva*,

Brassica, *Medicago* [fig. 3, p. 47], etc.). Cet effet s'accentue souvent dans le sol, soit pour la tige (*Malus*, *Gleditschia*, plantes herbacées), soit pour la racine (*Pinus*, *Quercus pedunculata*, *Ligustrum*, et la plupart des plantes herbacées à lenticelles). Il se produit aussi dans l'eau (troncs et racines de *Fraxinus*, *Salix*, *Alnus*, etc.). Dans le sol ou dans l'eau le gonflement peut arriver à une véritable hypertrophie naturelle, observée sur toutes les plantes citées ici, et sur bien d'autres. Dans ce cas, la lenticelle a l'aspect d'une verrue, crevée par la pression du tissu interne qui fait hernie au dehors. Nous reviendrons sur ce phénomène qui se présente souvent aussi chez les lenticelles aériennes, mais où il est toujours fugitif.

VI. — Surface occupée par les lenticelles.

Les lenticelles n'occupent jamais qu'une portion limitée de la surface de l'organe. Et nous avons établi plus haut que cette surface propre des lenticelles est d'autant plus faible que les lenticelles sont plus nombreuses.

Il faut en conclure qu'il existe un rapport particulier entre la surface occupée par les lenticelles et la surface totale. C'est ce rapport que l'élargissement des premières lenticelles, puis la naissance continuelle de nouvelles lenticelles entre les anciennes, tendent à maintenir.

Il n'est pas facile de déterminer exactement ce rapport, car les dimensions de la lenticelle sont difficiles à préciser. Le petit tableau suivant, établi sur trois rameaux frères d'un même pied de Sureau, peut en donner une idée. J'avais choisi à dessein ces trois rameaux de longueurs très différentes, quoique du même âge (trois ans). L'examen a porté pour chacun de ces rameaux spécialement sur le deuxième entre-nœud, et les dimensions moyennes des lenticelles ont été mesurées en millimètres :

TABLEAU XXII

Grandeur et surface approximatives des lenticelles.

SAMBUCUS NIGRA (2e entre-nœud).	DIMENSIONS DE CHAQUE LENTICELLE.			SURFACE LENTICELLAIRE.	
	Longueur.	Largeur.	Hauteur.	Surface approximative de chaque lenticelle.	Surface lenticellaire pour un centimètre carré.
Grand rameau (145 cent.).	2 à 3^{mm}	1^{mm}	proéminentes, ouvertes	$2^{mmq},5$	$4^{mmq},4$
Moyen — (94 —)	1 à 2^{mm}	1^{mm}	moins	$1^{mmq},5$	$4^{mmq},8$
Petit — (51 —).	$1^{mm},5$	0,8 à 1^{mm}	moins encore, peu ouvertes	$0^{mmq},8$	$3^{mmq},8$

On voit, d'après ce tableau, que la surface moyenne des lenticelles du grand rameau, $2^{mmq},5$, est environ trois fois plus considérable que celle des lenticelles du petit, $0^{mmq},8$. Mais le nombre des lenticelles par centimètre carré varie en sens inverse, de telle sorte que, *pour la même espèce, la surface lenticellaire reste à peu près constante*. Elle est, pour le Sureau, *voisine de 1/25 de la surface.*

Toutefois l'approximation des mesures ne permet pas de donner à cette assertion toute la précision désirable.

Ce rapport varie d'une espèce à une autre, et aussi de la tige à la racine. Sur une branche de *Robinia Pseudacacia*, je compte 42 lenticelles sur $8^{mmq},5$. Chaque lenticelle avait une surface approximative de $0^{mmq},36$, la surface lenticellaire totale était donc de $0^{mmq},36 \times 42 = 15^{mmq},12$, soit environ 1/57 de la surface totale.

Pour une racine du même arbre, ayant il est vrai un diamètre un peu plus fort que la branche précédente (14 millimètres au lieu de 9), je comptai 123 lenticelles sur 132 centimètres carrés. Chaque lenticelle avait, comme surface, à peu près $6^{mmq},6$, ce qui représente une surface lenticellaire totale de $6^{mmq},6 \times 123 = 811^{mmq},8$, soit environ 1/16 de la surface totale.

La surface lenticellaire relative était donc pour la racine de cet arbre trois à quatre fois plus grande que pour la tige.

Je ne donne ces chiffres qu'à titre d'indication, puisqu'aucune précision n'est possible dans l'appréciation des dimensions réelles des lenticelles.

CHAPITRE II

STRUCTURE

I. — Structure générale des lenticelles.

Au point de vue anatomique nous distinguerons deux types.

Premier type de structure. — A l'état adulte la plupart des lenticelles présentent une structure très remarquable et qui frappe au premier coup d'œil. Cette structure, à peine indiquée dans les ouvrages classiques, est donnée par la figure 10 (Pl. I), qui représente une coupe transverse d'une lenticelle de *Coriaria myrtifolia.*

On voit que la lenticelle présente la forme biconvexe qui lui a valu son nom, avec deux bourrelets externes disposés comme deux lèvres de chaque côté d'un sillon médian. Elle est constituée par des cellules arrondies disposées radialement, suivant des files qui s'épanouissent au dehors pour former les lèvres. En travers de ces files rayonnantes on voit de minces lames tangentielles (*ff.*) formées souvent d'une seule assise de cellules aplaties, subérifiées et séparées les unes des autres par des masses lenticulaires plus ou moins épaisses de cellules (*cc.*) presque séparées, arrondies, non subérifiées.

Ce sont ces lames subéreuses tendues au travers de la lenticelle qui lui donnent un aspect caractéristique et fort élégant. La plus interne de ces lames est souvent concave,

ou plane, mais les autres sont convexes; les plus extérieures sont éclatées (*ff.*) et rejetées de chaque côté dans les lèvres. De plus en plus nombreuses à mesure que la lenticelle avance en âge, elles y prennent une disposition en éventail et, avec les cellules interposées, forment les deux bourrelets latéraux.

On compte d'ordinaire deux ou trois couches de liège intactes au travers de la lenticelle adulte, mais il n'est pas rare d'en rencontrer davantage. Au-dessous de la plus interne on voit la partie vivante et active (*pd.*) de la lenticelle, constituée par des cellules arrondies, cellulosiques, riches en protoplasma et en amidon, dont les plus externes présentent un aspect méristématique (*pg.*).

Nous désignerons avec Stahl cette partie profonde sous le nom de *phelloderme* (*pd.*) Les couches de liège, éclatées ou non, seront appelées *couches de fermeture* (*ff.*) ou *couches subéreuses*; les cellules à parois minces, très souvent mortes et déformées, situées entre elles, seront appelées *cellules comblantes* (*cc.*). Enfin la région génératrice formant d'ordinaire la limite externe du phelloderme peut être appelée *couche génératrice* (*cg.*) ou *couche de rajeunissement*. Cette couche est ordinairement beaucoup moins visible qu'elle ne l'est sur la fig. 10 (Voy. fig. 27, Pl. IV, et 30, Pl. V).

J'ai adopté ces désignations, dues à Stahl, pour éviter l'emploi de mots nouveaux, mais je m'appliquerai à définir le sens exact qu'il faut leur attribuer.

On sait en effet que Stahl et ses successeurs, adoptant les idées de Hugo Mohl, considèrent les lenticelles comme des *portions poreuses du périderme*. Ils y retrouvent les couches caractéristiques : à l'intérieur un phelloderme, à l'extérieur un liège (non homogène il est vrai, formé de couches alternantes de cellules subérifiées et de cellules non subérifiées); entre les deux, une couche génératrice caractérisée par les cloisonnements qui s'y effectuent.

Ce type de structure est le plus général. Il est représenté chez les deux cinquièmes au moins des plantes que j'ai

examinées. C'est aussi le plus parfait ; il est essentiellement caractérisé par ses *lames subéreuses* à cellules aplaties, rectangulaires, faiblement arrondies aux angles, mais assez intimement unies pour ne laisser aucun méat visible entre elles (du moins en coupe transversale) (Voy. plus loin, p. 71), en un mot, par des lames très semblables au liège anatomique.

Nous verrons qu'en effet ces lames représentent du vrai liège, le seul du reste de la lenticelle. Les cellules comblantes situées entre ces lames sont au contraire toujours séparées par des méats très apparents et si développés que souvent elles semblent presque séparées les unes des autres, surtout latéralement. Ces cellules sont ordinairement à parois minces et cellulosiques (30). Mais il n'est pas rare que les plus internes se subérifient au contact d'une lame subéreuse (Voy. Pl. I, fig. 10).

Chez d'autres plantes, la subérification atteint un plus grand nombre de cellules comblantes, et l'on observe alors que ces cellules sont plus unies les unes aux autres, et souvent à parois plus épaisses. Elles constituent, au-dessus de chaque lame de liège proprement dit, une couche de renforcement.

Mais il arrive souvent alors que le liège anatomique lui-même à cellules rectangulaires aplaties ne se produit plus, ou presque plus, la structure de la lenticelle n'est plus la même, c'est un type nouveau qui se présente. Nous devons le décrire maintenant.

Deuxième type de structure. — Beaucoup moins fréquent que le premier, ce type est caractérisé par des cellules comblantes toujours plus étroitement unies que dans le cas précédent. Ces cellules sont encore arrondies aux angles, elles laissent des méats grands et bien visibles entre elles, mais elles se dissocient bien moins facilement. *C'est à leurs dépens que s'établit une fermeture par simple subérification des parois.* La production d'un vrai liège, à cellules aplaties, sans méats visibles, n'a plus lieu d'une manière régulière,

ou seulement dans des circonstances particulières. Il peut du reste se produire encore des cellules comblantes ordinaires à parois minces et presque séparées (*Salix*, *Ligustrum*), mais ordinairement ces cellules manquent comme le liège proprement dit. L'exemple le plus frappant de ce type me paraît représenté par les lenticelles d'*Aralia Sieboldii*.

On voit sur la figure 1 (Pl. I) combien les lenticelles de cette plante diffèrent du type précédent. Elles ont une constitution beaucoup plus simple, la masse extérieure de la lenticelle étant formée par des cellules toutes semblables, arrondies et subérifiées. Ces cellules sont, du reste, très semblables aussi à celles du phelloderme (*pd.*), non seulement par leur forme, mais encore par l'épaississement notable de leurs parois. Les files rayonnantes partent du fond de la lenticelle, et ne subissent aucun changement que la subérification (accompagnée de lignification), à un certain niveau. Elles vont s'épanouir à droite et à gauche dans les lèvres, suivant des courbes très régulières.

On ne distingue ni cellules aplaties rectangulaires, comparables au liège, ni cellules agrandies, à parois minces et peu cohérentes, comparables aux cellules comblantes ordinaires.

Quelques autres plantes se rattachent à ce type, avec des variations individuelles (lenticelles de la tige de *Myrica Gale*, *Ampelopsis Hederacea*, de la racine de *Tamus communis*, *Dahlia variabilis*, *Ilex Aquifolium*, *Magnolia grandiflora*).

Par un examen attentif, on voit pourtant chez l'*Aralia* (tige mais non racine) des couches minces (niveau *a* et *b*, fig. 1) de cellules plus plates que les autres, quoique toujours arrondies. C'est l'indice d'un commencement d'hétérogénéité, bien plus accentué ailleurs, c'est-à-dire d'une disposition par couches successives.

Dans le cas le plus simple, les couches ne se distin guent qu'à l'existence de ces lignes de cellules aplaties plongées au milieu de cellules comblantes toutes semblables.

Mais chez beaucoup de plantes l'hétérogénéité est beaucoup plus marquée. Les couches commencent à l'extérieur par des cellules relativement grandes, arrondies, à parois peu épaisses et peu ou point subérifiées. Elles passent progressivement à des cellules moins hautes, plus cohérentes, à parois plus épaisses, lignifiées et subérifiées jusqu'à un certain niveau interne. A ce niveau la structure change brusquement par l'apparition de nouvelles cellules à parois minces, début d'une nouvelle couche hétérogène. Qu'il existe alors à cette limite interne quelques cellules aplaties intimement unies, en un mot du vrai liège, l'on aura une structure mixte, appartenant aussi bien au premier type qu'au second. Bon nombre de lenticelles ont cette constitution particulière, qui démontre que les deux types de structure sont deux formes extrêmes reliées par d'insensibles transitions. Nous n'essaierons pas de les classer dans l'un ou l'autre, car la présence ou l'absence du liège dépend des circonstances, spécialement de la saison. (Voyez p. 123).

D'autres lenticelles du second type n'ont pas de vrai liège, mais produisent des cellules comblantes ordinaires. Dans les *Salix* par exemple, il se produit chaque année une forte couche de cellules comblantes ordinaires, ce qui rend l'alternance des couches très visible. Ces premières cellules sont grandes, à parois minces et cellulosiques, arrondies et presque séparées ; ce sont en un mot des cellules comblantes identiques à celles que l'on trouve dans le premier type. Les plus extérieures sont allongées, elles se raccourcissent progressivement vers l'intérieur, en même temps que leur parois deviennent plus épaisses ; bientôt on en trouve dont les parois sont un peu plus lignifiées ; puis les cellules sont plus larges que hautes, et, quoique toujours arrondies et séparées par des méats, elles sont plus unies, leurs parois épaisses sont à la fois lignifiées et subérifiées ; ainsi constituées, elles forment une couche puissante qui ferme la lenticelle. Mais il ne se produit ordinairement pas

de cellules de vrai liège, sauf, peut-être, tout à fait à la fin de la saison (p. **123**).

Dans le Sureau, il existe des couches alternantes qui rappellent beaucoup la structure du premier type. Les unes sont des lames subérifiées, formées d'une à trois assises de cellules. Les autres sont des couches cellulosiques formées de plusieurs assises de cellules à parois minces. Mais toutes ces cellules, subérifiées ou non, présentent la même forme, ce sont de grandes cellules assez intimement unies quoique présentant des méats à leurs angles, en un mot des cellules comblantes. Les lenticelles de Sureau appartiennent donc nettement au second type (Id. *Pavia* d'après Klebahn). Celles de *Ferdinanda eminens* sont presque identiques, ainsi que bon nombre de lenticelles des plantes herbacées : tiges de *Ricinus communis*, *Xanthium macrocarpum*, racines de *Ricinus communis*, *Malva rotundifolia*, *Bryonia dioïca*, *Beta vulgaris*, *Chenopodium* sp. *Cannabis sativa*, *Datura Stramonium*, *Phytolacca decandra*, *Solanum nigrum*. D'autres lenticelles avec couches alternantes appartiennent encore à ce deuxième type (*Ligustrum vulgare*).

Les lenticelles des parties aériennes de *Populus*, malgré leur constitution toute particulière (Voy. p. 74), appartiennent aussi à ce second type. Il s'y produit cependant assez souvent des cellules de vrai liège.

Les deux types de structure que nous venons de décrire diffèrent notablement de ceux qu'a indiqués Klebahn (**31**).

Cet auteur adopte un caractère purement chimique, la subérification. La lenticelle est formée de couches alternantes, subérifiées et cellulosiques, c'est le premier type. Ou bien elle est tout entière subérifiée, c'est le second type. En conséquence, il place les lenticelles de *Salix*, *Sambucus*, *Quercus*, etc., dans le premier type avec celles de *Prunus*, etc., malgré leur structure si profondément différente. Et sans doute il mettrait les petites lenti lles

entièrement subérifiées que présentent les pousses de beaucoup d'arbres, des *Prunus* en particulier, dans le second type, malgré l'absence de méats.

La classification que je propose me semble reposer sur des caractères histologiques plus importants et plus généraux. Elle correspond du reste à une différence de structure déjà indiquée par Stahl (**15**, p. 397).

A titre d'exemple, voici quelques-unes des plantes que j'ai étudiées avec leurs lenticelles.

TABLEAU XXIII

Lenticelles du premier type. — Caractérisées par des *lames, ordinairement minces, de cellules subérifiées, très analogues au liège, aplaties, intimement unies, sans méats entre elles ou à méats très petits.* Ces lames subéreuses sont séparées par des couches de cellules arrondies, presque libres, à parois ordinairement minces et non subérifiées.

1° Tige.

Acer campestre.
A. Negundo.
Abies pectinata.
Alnus glutinosa.
Æsculus Hippocastanum.
Amygdalus communis.
Armeniaca vulgaris.
Betula alba.
Berberis vulgaris.
Castanea vulgaris.
Cytisus Laburnum.
Coriaria myrtifolia.
Cerasus avium.
C. Lauro-Cerasus.
C. Padus.
Carpinus Betulus.
Corylus Avellana.
Cedrus Libani.
Cydonia vulgaris.
Fagus silvatica.
Ficus carica.
Fraxinus excelsior.
Glycyrrhiza glabra.
Gleditschia Triacanthos.
Ilex Aquifolium.
Idesia polycarpa.
Juglans regia.
Malus communis.
Morus alba.
Prunus divers.
Persica vulgaris.
Pirus communis.
Ptelea trifoliata.
P. mollis.
Pterocarya fraxinifolia.
Pinus maritima.
Ribes rubrum.
Rosa canina.
Rhus Cotinus.
Robinia Pseudacacia.
Sophora japonica.
Spiræa lanceolata.
Sp. reversiana.
Tilia silvestris.
Tamarix gallica.
Ulex europæus.
Ulmus campestris.

2° Racine.

Acer Negundo.
Abies balsamea.
A. Nordmanniana.
Abies cephalonica.
Amygdalus communis.
Alnus glutinosa.
Betula alba.
Cerasus avium.
C. Lauro-Cerasus.
C. Padus.
Castanea vulgaris.
Coriaria myrtifolia.
Cydonia vulgaris.
Cedrus Deodara.
Gleditschia triacanthos.
Ilex Aquifolium.
Juglans nigra.
Malus communis.
Persica vulgaris.
Prunus spinosa.
Pinus maritima.
Populus alba.
Populus pyramidalis.
P. Tremula.
Quercus pedunculata.
Q. Suber.
Spiræa lanceolata.
Sarothamnus scoparius.
Robinia Pseudacacia.
Ulex europæus.
Ulmus campestris.

TABLEAU XXIV

Lenticelles du deuxième type. — Caractérisées par des *couches subérifiées souvent épaisses et pourvues de méats grands et très visibles*, formées de cellules arrondies, plus cohérentes que les cellules comblantes ordinaires et souvent épaissies. Ces couches subérifiées poreuses remplacent, le plus souvent, le vrai liège du premier type, quoique celui-ci puisse aussi se former. La lenticelle entière peut être formée de ces cellules, ou bien on y trouve aussi des cellules comblantes ordinaires.

1° Tige.

Aucuba japonica.	*Ligustrum vulgare.*	*Pittosporum undulatum.*
Aralia Sieboldii.	*L. japonicum.*	*Platanus vulgaris.*
Ailantus glandulosa.	*Marsdenia erecta.*	*Sambucus nigra.*
Broussonetia papyrifera.	*Mespilus germanica.*	*Salix* divers.
Cistus salviæfolius (?)	*Periploca græca.*	*Sorbus torminalsi.*
Corylus Avellana.	*Populus alba.*	*Viburnum Tinus.*
Evonymus europæus.	*P. pyramidalis.*	
Forsythia Fortunei.	*P. Tremula.*	

2° Racine.

Acer Negundo.	*Corylus Avellana.*	*Sambucus nigra.*
Aralia Sieboldii.	*Salix babylonica.*	

Pour quelques plantes, la répartition est douteuse, (*Quercus pedunculata*, *Pirus communis*, *Tamarix gallica*, *Sorbus aucuparia*, *Juglans nigra*). On peut les considérer comme des intermédiaires.

Du reste, comme nous l'avons déjà dit, les lenticelles les plus caractérisées du deuxième type, (*Salix*, *Aralia*), peuvent à l'occasion former des lames analogues à du vrai liège mais ce n'est pas le fait habituel (Voy. fig. 5, Pl. I).

Pour *Populus*, voyez plus loin, page 74.

II. — Rapport des tissus de la lenticelle avec les tissus voisins.

Quelle que soit sa structure, la lenticelle occupe toujours une situation superficielle. Elle est alors comme enchassée dans la couche tégumentaire, épiderme, assise subéreuse ou périderme (à moins que la lenticelle incomplètement développée ne soit encore recouverte par cette couche). Il est donc faux de dire que la lenticelle est une ouverture

du périderme. Ainsi les lenticelles de beaucoup de tiges herbacées, celles de tous les pétioles, ne sont jamais entourées de périderme. Les lenticelles des tiges d'*Ilex Aquifolium*, *Aucuba japonica*, restent plusieurs années entourées seulement par l'épiderme. Celles des racines d'*Aralia Sieboldii*, d'*Ilex Aquifolium*, restent aussi quelque temps entourées seulement par l'assise subéreuse.

Toutefois il arrive toujours, au moins pour l'axe des plantes vivaces, qu'un périderme apparaît, et dès lors la lenticelle est enchâssée dans ce périderme. Plus tard quand le rhytidome se forme, elles naissent aussi dans les péridermes successifs.

Dans tous ces cas, les diverses régions de la lenticelle se raccordent avec celles du périderme : le phelloderme au phelloderme, le phellogène à la couche génératrice, le liège aux couches externes subérifiées ou non. La lenticelle est ainsi enchâssée dans le périderme dont elle semble n'être qu'une simple modification locale plus épaisse et méatifère.

Une étude histologique comparée des deux régions présente dès lors de l'intérêt.

III. — Histologie des couches de la lenticelle comparée à celle du périderme.

Cette étude a été faite avec soin par Stahl (**15**), Klebahn (**31**), etc. Aussi je ne ferai qu'une description très brève et seulement pour réparer les erreurs ou pour combler les lacunes.

1° *Phelloderme*. — Le phelloderme de la lenticelle est, comme l'a dit Stahl, toujours beaucoup plus épais que celui du périderme, toujours méatifère, presque toujours à parois minces et cellulosiques. J'ai rencontré très rarement un phelloderme collenchymateux à méats souvent petits (parfois sans méats au début), dans certaines lenticelles d'*Aucuba japonica* et de *Viburnum Tinus*. Mais les lenticelles entièrement développées de ces plantes avaient un

phelloderme à parois minces. Rarement aussi le phelloderme est sclérenchymateux et seulement alors dans ses parties profondes. (*Ptelea trifoliata*, *P. mollis*, *Ficus elastica*).

Les cellules du phelloderme lenticellaire, arrondies et plus petites que celles du phelloderme épidermique, sont généralement riches en amidon, en oxalate de chaux (çà et là) et aussi en chlorophylle quand la lenticelle est à la lumière. Elles sont disposées en files rayonnantes ordinairement régulières. Pourtant des irrégularités s'y voient assez fréquemment, les files pouvant être interrompues brusquement (Voy. *d*, *d'*, fig. 27, Pl. IV). Vers l'intérieur, les cellules deviennent de plus en plus grandes, perdent leur disposition radiale, et passent à un parenchyme méatifère irrégulier. Quelquefois ce parenchyme non sérié est très abondant, et constitue la grande masse sinon la totalité de la lenticelle, (bourrelets de diverses plantes herbacées, surtout sur la racine : *Daucus*, etc. ; mais aussi sur la tige ou les pétioles : *Begonia*). Il existe du reste très souvent, dans les parties profondes de la lenticelle, des cellules disposées en séries *tangentielles* (*Salix*).

J'ai plusieurs fois rencontré des lacunes proprement dites sous la lenticelle (*Coriaria myrtifolia*, *la*, fig. 10, Pl. I, et *p*, *p'*, fig. 27, Pl. IV). Ces lacunes sont orientées dans le sens tangentiel, elles sont irrégulières et inconstantes.

2° *Couche génératrice ou couche de rajeunissement.* — Il existe, avons-nous dit, une couche génératrice dans les lenticelles. Cette couche est ordinairement située juste à la limite du liège et du phelloderme, absolument comme le phellogène péridermique voisin, avec lequel du reste elle se raccorde latéralement. Elle lui ressemble parfois beaucoup, étant formée d'une assise de cellules aplaties, à parois minces, en voie de cloisonnement tangentiel (*Coriaria*, fig. 10, Pl. I, et fig. 31, Pl. V). Mais ses cellules sont toujours arrondies et séparées par des méats ; ce qui est une différence essentielle avec le phellogène ordinaire. En outre, on

voit très souvent que des cloisonnements se produisent, non pas dans une seule assise, mais dans deux, trois et même davantage (Voy. *Melilotus*, fig. 3, Pl. I ; *Sambucus*, fig. 25, Pl. IV ; *Salix*, fig. 32 et 33, Pl. V; *Coriaria*, fig. 45 et 46, Pl. VI). Ces cloisonnements sont alors généralement rares, et l'*on peut considérer la couche de rajeunissement simplement comme la partie externe du phelloderme qui prolifère lentement*. L'aspect des cellules y est du reste presque identique, et leur contenu amylo-chlorophyllien est aussi très analogue (les grains sont seulement plus petits dans la région génératrice). Une même lenticelle présente ainsi, selon les époques, tantôt une couche génératrice mince, réduite à une assise, tantôt une couche génératrice épaisse comprenant deux à trois assises.

Enfin, dans certaines lenticelles bien caractérisées, il est absolument impossible de distinguer le phelloderme de la couche génératrice, car les cloisonnements se font à tous les niveaux (tiges de *Populus*, pétioles de la plupart des plantes ligneuses, beaucoup de tiges et de racines de plantes herbacées) (Voy. *Melilotus*, fig. 3, Pl. I).

Par la forme et le contenu de ses cellules, comme aussi par sa variabilité d'épaisseur, la couche génératrice des lenticelles est donc beaucoup plus voisine du phelloderme lenticellaire que du phellogène péridermique. On peut la définir : *la région du phelloderme qui se cloisonne*.

3° *Cellules comblantes*. — Ces cellules, que Stahl considérait comme caractéristique des lenticelles, n'ont pas tous les caractères qu'il leur attribuait. Elles sont, il est vrai, *toujours à contours arrondis*, *séparées par des méats plus ou moins grands*, c'est leur caractère essentiel. Mais leurs parois ne sont minces, en général, que dans le type I (lenticelles avec couches de vrai liège) et encore les trouve-t-on parfois un peu épaisses. Elles sont très épaisses et à parois lignifiées chez les *Pinus* et la plupart des autres Gymnospermes.

Dans le type II elles sont rarement à parois minces (*Sam-*

bucus nigra, *Marsdenia erecta*, *Ferdinandia eminens*). Ordinairement ces parois sont un peu épaissies, parfois elles le sont notablement (*Ligustrum vulgare*, *Ampelopsis quinquefolia*).

Dans les deux types de structure nous avons signalé la présence fréquente de cellules comblantes subérifiées. Stahl croyait que cette subérification avait toujours lieu, il les regardait comme un liège particulier, conformément aux idées de Hugo Mohl (**6**). Au contraire, Klebahn (**31**) a cru démontrer que jamais les cellules comblantes ne se subérifient. En réalité la vérité est entre les deux, comme il arrive souvent : les cellules comblantes peuvent être subérifiées ou rester cellulosiques selon les plantes, la situation et les circonstances.

Elles sont ordinairement cellulosiques, mais assez fréquemment subérifiées dans les lenticelles du type I. La subérification est bien plus fréquente et étendue dans les lenticelles du second type, et c'est grâce à elle seule, que la lenticelle se fait une fermeture.

Les parois subérifiées sont parfois minces (*Sambucus*, *Ferdinandia*), plus souvent elles prennent après le dépôt de subérine un épaississement cellulosique tertiaire presque toujours accompagné de lignification (*Ampelopsis*, *Ligustrum*, *Sorbus aucuparia*).

J'ai étudié soigneusement la structure histologique de ces parois dans des cas nombreux, par les procédés de Höhnel (**23**) et de Gilson (**47**), et je suis arrivé à me convaincre que, dans tous les cas, la paroi était formée de couches successives. La structure la plus complexe montrait une lame moyenne souvent lignifiée, puis, vers l'intérieur de la cellule, une lame de subérine bien distincte, enfin, tout à fait en dedans, une nouvelle lame cellulosique parfois épaisse et lignifiée (*Ligustrum*, *Ampelopsis*, *Platanus*), et alors munie de ponctuations.

Klebahn avait déjà fait une étude analogue, mes résultats confirment les siens.

Les cellules comblantes ne sont jamais plus petites que celles du phelloderme. Dans bien des cas, surtout dans la racine, elles lui ressemblent extrêmement ; dans beaucoup d'autres, surtout dans la tige, elles sont différentes, souvent très allongées radialement (*Coriaria*, *Cerasus*, *Gleditschia*), mais vers l'intérieur on trouve toujours des cellules courtes analogues à celles du phelloderme. Nous avons déjà signalé la faible cohérence des cellules comblantes des lenticelles du premier type. Ce caractère est toujours frappant, il l'est peut-être surtout quand les membranes sont très épaissies (*Pinus*), et l'on constate alors que la liaison des cellules est un peu plus forte dans la direction des files qu'en travers.

La cohérence est toujours plus notable dans le second type de structure, quoique présentant aussi des degrés variés. Dans ce second type les cellules comblantes ont en général la même grandeur que celles du phelloderme, mais leurs parois sont souvent plus épaisses.

A l'état jeune, les cellules comblantes contiennent toujours de l'amidon, d'après Klebahn. Mais cet amidon disparaît presque toujours très vite, surtout quand il se forme de hautes cellules comblantes, si bien qu'à l'état adulte celles-ci ne contiennent qu'un liquide clair. Ensuite elles ne tardent pas à se dessécher, surtout chez les lenticelles aériennes ; elles se déforment et se feutrent entre les assises subéreuses.

4° *Vrai liège lenticellaire.* — J'appelle ainsi les lames subéreuses tendues en travers de la lenticelle, puis brisées en éventail, qui caractérisent le type de structure le plus habituel. Formées de cellules ordinairement aplaties, rectangulaires (quoique ayant des angles souvent arrondis), *intimement unies les unes aux autres*, elles ont tous les caractères essentiels du liège ordinaire. Seulement leurs cellules sont toujours plus petites que celles du liège péridermique (Voy. p. 195). Ces cellules ont du reste la structure connue du liège normal : la lignification y accompagne très souvent

la subérification. La paroi propre de chaque cellule, ordinairement mince, est constituée presque toujours par trois couches successives : d'abord une couche extérieure, cellulosique, puis une lame de subérine formant un sac interne continu, enfin, tout à fait à l'intérieur, une couche tertiaire de cellulose souvent lignifiée. Cette dernière couche peut manquer, elle est ordinairement mince, rarement épaisse (*Cratægus*, *Robinia*, *Cydonia*).

Cette histologie a été établie par Klebahn (**31**), je l'ai refaite de mon côté, et mes recherches confirment les siennes. Toutefois je ne puis accepter, comme cet auteur le fait, l'existence ni surtout la communication constante et générale des méats situés entre les cellules subérifiées. Il n'est pas douteux que des méats très petits existent fréquemment entre ces cellules, non seulement dans les lames de liège formées durant l'année (*raies intermédiaires* de Stahl), mais encore dans la lame formée avant l'hiver et que Stahl appelait *couche de fermeture* parce qu'il la croyait sans pores. Klebahn a montré que ces méats sont visibles en coupe tangentielle, et il prétend que l'air comprimé les traverse toujours. Mes expériences contredisent cette assertion, la porosité n'existe pas toujours, j'ai pu m'en assurer par des essais rigoureux (Voy. p. 130).

La porosité manque souvent d'une manière absolue surtout dans la dernière couche, et aussi très souvent dans les raies intermédiaires. De telle sorte que *la lenticelle peut être entièrement close par son liège à toute époque de l'année, mais surtout en hiver*. Du reste j'ai pu constater que *toutes les couches de vrai liège lenticellaire constituent toujours une fermeture au moins partielle, assez souvent complète*. Aussi je leur appliquerai à toutes le nom de *couches de fermeture*, sans distinguer les raies intermédiaires; et je repousserai le terme de *liège poreux*, adopté par Klebahn, parce que ce terme n'est pas d'une application constante.

L'épaisseur des lames de vrai liège lenticellaire est presque toujours faible, souvent d'une seule assise. Elle varie de 1 à

3 d'ordinaire, du moins pour les couches de fermeture formées pendant la période végétative (raies intermédiaires) (*Alnus glutinosa*, *Cerasus avium*, *C. Padus*, *Coriaria myrtifolia*, *Ribes album*, *Robinia Pseudacacia*). La couche finale, formée avant l'hiver, n'est quelquefois pas plus épaisse, du moins d'après Klebahn. Ordinairement elle contient un plus grand nombre d'assises, souvent deux ou trois fois plus. C'est ce que j'ai observé dans les plantes précédentes, spécialement dans *Alnus*, *Cerasus avium*, *C. Padus*, etc., où le nombre des assises variait de 4 à 7. C'est à cette épaisseur plus grande que correspond aussi une porosité moindre ou nulle.

Le nombre des lames subéreuses intactes tendues en travers de la lenticelle est normalement de deux. Quand la plus externe éclate, il s'en fait une nouvelle plus profonde. Ce nombre peut monter plus haut, mais pas fréquemment (*Betula*, *Robinia*, fig. 8, Pl. I).

IV. — Variations de structure des lenticelles.

La nature primaire ou secondaire (Voy. p. 76) de la lenticelle, c'est-à-dire l'époque de sa naissance et le lieu de cette naissance, ne paraissent avoir aucune influence sur sa structure.

L'influence principale semble appartenir à la nature même de la plante, de sorte que toutes les lenticelles d'une plante appartiennent le plus souvent au même type de structure, qu'elles appartiennent à la tige, au pétiole ou à la racine; qu'elles soient nées sous un stomate ou à la base d'une racine, ou au fond du rhytidome; dans l'écorce, dans le péricycle ou dans le phelloderme (Voy. plus loin, p. 75).

Le milieu a une influence notable sur la structure de la lenticelle, mais le plus souvent le type fondamental est respecté. Les modifications sont de nature quantitative et non qualitative ; elles portent spécialement sur l'épaisseur du phelloderme et sur le degré de subérification.

Le phelloderme de la racine est généralement plus épais que celui de la tige, parfois énorme (*Quercus*, *Corylus*, *Malus*), mais *cette différence est uniquement due à l'action du milieu*, car on la retrouve sur les tiges souterraines, ou à la base, voisine du sol, des tiges aériennes.

Chez deux plantes (*Alnus glutinosa*, et *Gleditschia Triacanthos*) j'ai rencontré pour toutes les lenticelles un phelloderme plus épais au contraire pour les lenticelles aériennes que pour les lenticelles souterraines :

LENTICELLES AÉRIENNES.	
Alnus.....................	8 à 10 assises.
Gleditschia................	8 à 9 —
LENTICELLES SOUTERRAINES.	
Alnus.....................	6 à 7 assises.
Gleditschia................	4 à 5 —

quoique faible, la différence est sensible.

La transformation chimique des membranes est souvent moindre dans le sol, de sorte que nombre de lenticelles, entièrement ou presque entièrement subérifiées dans l'air, possèdent dans la terre des cellules comblantes à parois cellulosiques (*Ampelopsis*, *Populus*).

Les lenticelles des *Populus* méritent une mention particulière. Leurs lenticelles souterraines (tige ou racine) ayant des couches de vrai liège, alternant avec des cellules comblantes, appartiennent au premier type, tandis que leurs lenticelles aériennes, à cellules toutes cutinisées puis subérifiées, appartiennent en réalité au second type, malgré leur physionomie très particulière. Klebahn avait déjà signalé cette différence; mais, ne comparant que la tige et la racine, il n'avait pas pu montrer qu'elle est due à l'action du milieu et non pas à la nature de l'organe.

Les modifications dues à l'action du milieu atteignent leur maximum dans certaines conditions de grande humidité. Nous avons signalé plus haut (p. 56) les lenticelles très gonflées que l'on rencontre près du sol humide ou dans

l'eau. Schenck (50) est le seul auteur qui ait signalé l'existence de ces formations dans les conditions naturelles, mais il semble croire qu'elles n'apparaissent que dans l'eau, aussi leur donne-t-il le nom de *lenticelles aquatiques*.

Dans ces lenticelles, la structure peut arriver à être profondément différente de celle des lenticelles ordinaires: les couches subéreuses formant fermeture n'existent pas, et le phelloderme est souvent mince ou nul; la lenticelle tout entière est formée de cellules arrondies ou allongées presque dissociées, à parois minces et cellulosiques, en un mot par des cellules comblantes caractérisées, un peu plus grandes qu'à l'ordinaire. A cause de cette structure spéciale, Schenck considère les lenticelles aquatiques comme analogues au tissu qu'il a décrit sous le nom d'aérenchyme (Voy. p. 124 et p. 134).

Nous devrions parler aussi ici des ébauches lenticellaires, mais nous préférons renvoyer leur description à la partie physiologique, en étudiant les causes probables de l'avortement (Voy. p. 247).

CHAPITRE III

ORIGINE DES LENTICELLES

I. — Époque et région où naissent les lenticelles.

La naissance des lenticelles sous un stomate a été découverte par Unger (10). Le fait a été généralisé par Trécul (14). Stahl (15) a indiqué une deuxième origine : la naissance de lenticelles aux dépens d'un phellogène profond indépendamment des stomates. Costerus (17), puis Müller (19) ont décrit enfin la naissance des lenticelles chez les Monocotylédones aux dépens de parenchyme sous-péridermique.

Nous aurons à revenir sur l'origine péridermique indiquée par Stahl. En trouvant les lenticelles à la base des racines et de quelques bourgeons (p. 52), j'ai découvert un lieu de

naissance nouveau qu'aucun auteur n'a signalé jusqu'à présent. Les lenticelles qui naissent ainsi apparaissent de très bonne heure, surtout dans le cas des racines, car les premiers indices de leur formation coïncident avec la naissance et la sortie du jeune organe. J'ai donc été porté à reviser la classification adoptée et je classe les lenticelles au point de vue de leur naissance en deux groupes :

Lenticelles primaires, naissant de bonne heure en un point déterminé par un organe : stomate, racine, moins souvent bourgeon.

Lenticelles secondaires, naissant tardivement en un point non déterminé par un organe.

Les premières lenticelles sont comparables aux membres normaux de la plante ; les secondes, aux membres adventifs. Les unes et les autres naissent aux dépens de l'écorce, du péricycle, ou d'un parenchyme secondaire (phelloderme ou liber secondaire), mais dans tous les cas dans un tissu qui est près de la surface, ou qui va le devenir.

1° *Lenticelles primaires.* — La naissance sous un stomate est une règle d'une portée absolument générale, qui ne comporte pas une seule exception véritable. Lorsqu'en effet cette règle paraît enfreinte, c'est, ou bien que les stomates sont trop nombreux, et alors la lenticelle avorte, ou bien qu'ils n'existent pas.

a. — Quand les stomates sont très nombreux, les lenticelles avortent, soit en partie (*Prunus*, *Viburnum*), soit en totalité (*Ribes*, *Vitis*, presque toutes les plantes herbacées) (Voy. p. 158). Mais l'existence constante d'ébauches, caractérisées par un parenchyme méatifère avec quelques cloisonnements, dans une multitude de cas (*Ribes*, *Vitis*, *Eupatorium*, *Phytolacca*, *Solanum*, *Begonia*, *Celastrus*, *Rosa*, *Cornus*, *Helianthus*, *Dipsacus*), prouve que la lenticelle tendait vraiment à naître sous le stomate. Il est impossible de séparer entièrement les ébauches d'avec les lenticelles bien conformées.

b. — Quand la tige ne porte aucun stomate, il est évident que les lenticelles ne peuvent naître à leur place habituelle. Ce cas est particulièrement intéressant. Voici les plantes sur la tige desquelles je n'ai pu rencontrer de stomates, malgré des recherches très attentives :

Tout le genre *Daphne* (*D. odora*, *D. Cneorum*, *D. Laureola*, *D. Verloti*, *D. Mezereum*, *D. pontica*, *D. alpina*, *D. Gnidium*, *D. collina*) ; les Véroniques ligneuses (*Veronica salicifolia*, *V. decussata*, *V. speciosa*) ; *Cytisus Laburnum* ; Bruyères (*Erica Tetralix*, *E. cinerea*, *Calluna vulgaris*). Nombreuses Gymnospermes (*Abies pectinata*, *A. Pinsapo*, *Pinus maritima*, *P. silvestris*, *Picea excelsa*, *Cedrus Libani*, *Larix europæa*). Enfin deux plantes herbacées, *Portulaca oleracea*, et *Oxalis crenata*, ont aussi des tiges sans stomates.

Bon nombre de ces plantes produisent cependant des lenticelles primaires. Mais ce sont alors des lenticelles tardives, qui naissent après la chute des feuilles, soit sur la cicatrice foliaire (*Picea excelsa* [15], *Veronica speciosa*, *Daphne Laureola*), soit de part et d'autre de cette cicatrice par paires (*Daphne Gnidium*, *D. Mezereum*).

Nous avons déjà signalé cette situation singulière ; elle n'est pas spéciale aux plantes dont la tige est dépourvue de stomates, on la rencontre ailleurs aussi (*Pelargonium zonale*, *Aucuba japonica*, *Sambucus nigra*, *Coriaria myrtifolia*, *Medicago sativa*, *Malva rotundifolia*, *Fœniculum offcinale*), et nous l'avons rapportée à la naissance des lenticelles au voisinage des membres, bourgeons ou racines. Mais dans ce dernier cas l'avortement de ces lenticelles tardives est fréquent (Voy. p. 33).

Sur la racine il existe une règle semblable : les lenticelles y apparaissent de bonne heure au point de sortie des radicelles. Mais ici les avortements sont moins habituels, parce que l'absence des stomates et des feuilles fait que les lenticelles baso-radicellaires sont toujours les premières qui naissent sur l'organe.

Origine superficielle ou profonde. — Sur la tige les lenti-

celles se produisent presque toujours aux dépens du parenchyme cortical le plus externe, mais elles peuvent aussi se former dans des couches plus ou moins profondes, (*Robinia*, *Ginkgo*), *et même dans le péricycle quoique toujours sous un stomate* (*Spiræa*, *Diervilla*).

Sur la racine, les lenticelles primaires débutent souvent dans l'écorce, mais elles ne s'y développent entièrement que dans les cas rares où l'écorce de la racine n'est pas caduque (*Aralia*, *Ilex*, *Tamus*). D'ordinaire l'écorce tombe, et la lenticelle définitive s'établit dans le péricycle, mais alors elle subit un retard souvent considérable. Dans la tige comme dans la racine, les lenticelles primaires s'établissent à peu près au même niveau que le périderme, avant ou en même temps que lui, mais jamais après.

Je résume tous ces faits dans le petit tableau suivant :

TABLEAU XXV

Lenticelles primaires.

Hâtives	1° Sur la tige, sous un stomate	Dans l'écorce.
		Dans le péricycle.
	2° Sur la racine, à la base d'une radicelle	Dans l'écorce.
		Dans le péricycle.
Tardives (toujours caulinaires)	*a*. Sur la cicatrice foliaire, ou bien de part et d'autre du bourgeon.	
	b. A la base d'une racine latérale.	

2° *Lenticelles secondaires*. — Les lenticelles secondaires possèdent le double caractère d'être tardives et de naître en des places le plus souvent indéterminées. Il y a sans doute une relation directe entre ces deux caractères, et nous avons comparé les lenticelles secondaires aux membres adventifs. Il est intéressant, à ce titre, de noter dès maintenant que les lenticelles secondaires apparaissent souvent à la base des membres adventifs, surtout pour les racines (Voy. fig. 1, p. 35). C'est l'observation de ce fait par de Candolle qui avait déterminé cet auteur à considérer les lenticelles comme des bourgeons radiculaires (4). On sait

avec quelle ardeur Hugo Mohl (6) attaqua cette conception, qui fut à la fin tout à fait abandonnée, quoique les explications du fait en lui-même aient été bien insuffisantes.

Il est vrai que nombre de racines adventives, même chez les Saules, naissent sans lenticelles à leur base. Mais dans certaines espèces c'est au contraire la règle habituelle ; et il est utile de noter aussi que le départ des bourgeons, dormants ou non, est souvent accompagné de la formation de lenticelles (*Salix*, *Sambucus*, *Malus*) (Voy. p. 34).

En dehors de ces localisations, dues à un membre, le lieu de naissance des lenticelles secondaires peut être déterminé, quoique moins exactement. Ainsi sur la racine il apparaît souvent des lenticelles secondaires entre les lenticelles primaires, et disposées comme elles suivant les rangées de radicelles (*Daphne*, *Pinus*, *Ulex*, etc.). Ainsi encore les lenticelles qui naissent dans les crevasses longitudinales ; celles-ci se produisent, comme on sait, à partir des lenticelles primaires (p. 40).

Mais souvent les lenticelles secondaires naissent sans ordre apparent entre les lenticelles primaires, ou bien à leur place quand les premières lenticelles sont exfoliées. Même dans ce cas cependant elles présentent des relations fréquentes avec les rayons médullaires (15).

Les lenticelles secondaires naissent rarement aux dépens de l'écorce primaire (tiges vigoureuses de *Tilia*, *Coriaria*, racines tuberculeuses d'*Asphodelus*, *Dahlia*). Le plus souvent celle-ci n'est pas persistante et les lenticelles secondaires se forment aux dépens des tissus vivants extérieurs, *écorce secondaire*, ou *parenchyme libérien secondaire*.

On peut donc dire que, à de rares exceptions près, les lenticelles primaires sont formées par des tissus primaires, les lenticelles secondaires par des tissus secondaires.

II. — Mode d'apparition des lenticelles.

La naissance d'une lenticelle est toujours due à une prolifération cellulaire. Le parenchyme primaire ou secondaire, superficiel ou profond, situé au point où naît la lenticelle, s'enrichit en protoplasma, et subit des cloisonnements actifs, accompagnés de l'arrondissement des cellules, d'où résulte un tissu méatifère, méristématique. Ce tissu forme une petite masse qui soulève peu à peu ce qui se trouve hors de lui, épiderme, assise subéreuse, endoderme ou liège, et finit par en provoquer la rupture. On peut donner à ce tissu des très jeunes lenticelles le nom de *tissu prolenticellaire*. Il se produit pour toutes les lenticelles quelle que soit leur origine, corticale, péricyclique, phellodermique ; sur une tige, sur un pétiole ou sur une racine. Et les phénomènes qui suivent sont aussi partout les mêmes : le type de structure auquel appartient la lenticelle apparaît peu après l'ouverture et se reproduit indéfiniment. Ce type dépend en effet seulement de la plante comme nous l'avons vu, un peu aussi du milieu, mais pas du tout de l'époque ni du lieu de naissance.

Unger (**10**, p. 577) avait reconnu en partie l'hypertrophie des cellules à l'origine. Les lenticelles prennent naissance, dit-il, « par un excès de développement de la couche corticale extérieure. Ce développement exubérant commence au point où plus tard il se développe une lenticelle, par l'agrandissement des cellules isolées ; cet agrandissement a pour résultat un relâchement de contiguité, et celui-ci est suivi d'une séparation complète. »

A. — *Lenticelles primaires.*

1° *Naissance sous un stomate.* — Examinons séparément les lenticelles d'origine superficielle et celles d'origine profonde.

a. *Lenticelles superficielles naissant aux dépens de l'écorce.* — Étudiée par un grand nombre d'auteurs, cette naissance n'est pas à décrire de nouveau ici dans son type essentiel. (J'en donne un exposé détaillé pour le Sureau, p. 93.) Les meilleures descriptions me paraissent avoir été données par Stahl (**15**) pour le *Sambucus nigra*, et par d'Arbaumont pour l'*Ampelopsis hederacea* (**20**). La prolifération cellulaire, caractérisée par les cloisonnements variés, à divers niveaux, et par l'arrondissement des cellules, prolifération qui s'étend progressivement dans une plage plus grande, est bien exposée par ces auteurs. Mais les variations de cette prolifération n'ont guère été indiquées. D'abord il est à remarquer que bien souvent la chambre sous-stomatique n'est pas du tout comblée (fig. 11, Pl. II). Il arrive alors que la cuticule s'étend entre les cellules arrondies à mesure qu'elles se séparent. La cutinisation peut descendre ainsi assez profondément (*Ailantus*, *Acer* divers, *Castanea vulgaris*, *Catalpa*, *Fraxinus*, *Rhamnus Frangula* [fig. 11 et 12, Pl. II]). Cette extension est indéfinie chez les *Populus*, où elle imprime aux lenticelles une physionomie toute spéciale (Voy. p. 74).

Le stomate s'agrandit toujours, souvent beaucoup, pendant le développement surtout par l'ostiole (fig. 20 et 21, Pl. III). L'épiderme peut aussi suivre l'accroissement en prenant même des cloisonnements tangentiels (fig. 22 et 24, Pl. III).

Les cloisonnements simultanés de l'écorce, d'abord irréguliers puis tangentiels et prépondérants à un niveau, ne se localisent pas complètement dans une seule assise. On en trouve bien souvent dans les cellules situées au-dessus et au-dessous de l'assise principale (*Fraxinus*, *Ampelopsis*, *Ficus*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Platanus*, *Quercus*, *Cydonia*), et le niveau de ces cloisonnements varie, s'enfonçant dans l'écorce (*Æsculus*, *Castanea*, *Ampelopsis*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Platanus*), ou dans le phelloderme déjà formé (*Fraxinus*, 7 mai).

Ces variations de niveau se produisent spécialement quand l'épiderme est rompu, soit par déchirure mécanique, soit par altération spontanée (Trécul, **14**). Elles sont accompagnées de transformations chimiques des parois de certaines assises cellulaires. La subérification est la plus importante de ces transformations. Elle est caractérisée par l'apparition d'une *lame de subérine* au dedans de la paroi cellulosique. J'ai vu cette transformation chimique atteindre des cellules corticales arrondies (*Acer*, *Cydonia*, *Sambucus*, *Quercus*, *Ampelopsis*, *Fraxinus*, *Pirus*, etc.) et même les cellules épidermiques environnant le stomate (*Aralia*, *Rhamnus*, *Sambucus* (fig. 23, *ep*, Pl. III).

Mais le plus souvent elle frappe des cellules nouvelles produites par cloisonnement centripète par la couche génératrice et constituant alors une lame de vrai liège en travers de la jeune lenticelle (*Æsculus*, *Quercus*, *Cerasus Padus*, *Pterocarya*, *Cercis*).

Plus tard cette lame de liège ou de cellules corticales subérifiées est rompue, et le même cycle recommence avec déplacement du niveau des cloisonnements et production de nouvelles assises subérifiées (Voy. à l'*Évolution*, p. 92).

D'autres variations importantes se produisent dans ce développement selon le milieu, la saison, la situation, le nombre des stomates et des lenticelles sur la branche. Nous y reviendrons dans la partie physiologique.

Mais il convient de décrire ici la naissance des lenticelles sous-stomatiques aux dépens du péricycle ; car aucun auteur ne l'a jamais signalée.

b. *Lenticelles profondes naissant sous un stomate.* — Stahl a décrit (**15**) la naissance de lenticelles dans l'écorce du *Ginkgo*, où elles sont d'origine assez profondes, mais non péricycliques, et son élève Müller a montré que ces lenticelles naissent aussi sous un stomate (**19**).

C'est dans deux Spirées (*Spiræa Lindleyana*, et *Spiræa reversiana*, et dans *Diervilla grandiflora* que j'ai rencontré

ce singulier mode de formation. Le développement est plus typique dans *Spiræa Lindleyana*, parce que les lenticelles y sont beaucoup plus grandes, et c'est lui que je décrirai.

Spiræa Lindleyana. — Cette Spirée garde longtemps son écorce. Elle ne possède sur sa tige qu'un nombre de stomates remarquablement faible (5 à 6 par centimètre carré). Chacun d'eux devient le centre d'une tache blanchâtre, puis d'une éminence prolenticellaire allongée, qui s'entr'ouvre plus tard et donne naissance à une lenticelle. Seulement ici l'écorce ne prend ordinairement qu'une part insignifiante ou nulle à cette formation ; les cellules sous-stomatiques de la région corticale profonde ne font que s'enrichir en méats en s'allongeant tangentiellement, quelquefois aussi elles se cloisonnent un peu. C'est au-dessous, dans la région péricyclique, que s'établit un foyer actif d'accroissement qui donne bien vite, par des cloisonnements radiaux et tangentiels, un petit mamelon méatifère qui soulève l'écorce et le stomate. Plus tard une déchirure se produit dans l'écorce, la lenticelle forme des couches de vrai liège et prend la structure du type le plus habituel par un processus identique à celui des autres plantes de ce type (Voy. plus loin, p. 111). Le périderme s'établit presque en même temps que la lenticelle dans tout le péricycle, mais il possède un liège subérifié bien avant celle-ci.

2° *Naissance à la base d'une radicelle.* — La naissance d'une lenticelle à la base d'une radicelle présente une ressemblance frappante avec ce que nous venons de décrire pour les lenticelles péricycliques de la tige de *Spiræa Lindleyana*. Ici aussi l'écorce ne joue qu'un rôle fugitif, tandis que la région péricyclique joue le rôle essentiel.

a. *Ébauche corticale.* — La première ébauche apparaît dans l'écorce primaire de très bonne heure ; les cellules grossissent au-dessus de la très jeune radicelle, quand celle-ci est à peine apparue dans le péricycle (fig. 13, *rd*, Pl. II) elles forment au-dessus d'elle un mamelon souvent visible à

l'œil nu (1); à mesure qu'elles s'accroissent elles s'arrondissent et sont séparées par des méats plus volumineux (fig. 14, Pl. II, à comparer avec fig. 15). L'augmentation de volume des cellules, souvent faible, peut être, dans certains cas, considérable, donnant jusqu'à près de dix fois le volume primitif (*Castanea*). Elle est peu souvent accompagnée de cloisonnements et ceux-ci sont peu nombreux, un seul par cellule.

Du reste, cette première ébauche de lenticelle est ordinairement très peu apparente. Elle avorte dans l'exfoliation de l'écorce, sauf dans les cas où, l'écorce étant persistante, elle se développe aussi en lenticelle bien constituée (*Ilex Aquifolium*, *Aralia Sieboldii*, *Tamus communis*, *Asphodelus albus*). L'avortement peut même être complet, c'est-à-dire que l'ébauche n'est suivie d'aucune lenticelle au-dessous d'elle (p. 49).

b. *Formation définitive dans le péricycle.* — Normalement une lenticelle définitive s'établit aux dépens du péricycle à la base de la radicelle. Son apparition dans le péricycle précède de très peu celle du périderme ou lui est tout à fait contemporaine (*Juglans*). En aucun cas cette apparition ne m'a paru succéder à celle du périderme. L'assertion de Stahl (**15**), que toutes les lenticelles non apparues sous un stomate naissent aux dépens du périderme, est donc inexacte. Les lenticelles primaires précèdent le périderme,

(1) Ce mamelon de l'écorce apparaît mieux sur les racines cultivées dans l'eau. Il n'existe pas toujours, pour toutes les espèces, mais il est fréquent. Les anciens auteurs l'attribuaient à la poussée mécanique de la jeune radicelle sur l'écorce. Les auteurs plus récents n'en parlent guère depuis la découverte de l'action digestive de la radicelle jeune sur l'écorce. Il y a pourtant ici un fait intéressant et bien net à noter, un accroissement propre des cellules corticales au-dessus de la jeune radicelle, accroissement distinct de celui qui donne la poche digestive quand elle existe. Tandis, en effet, que les cellules de la poche restent intimement unies, sans méats, ou avec des méats très petits, l'accroissement dont il s'agit ici est accompagné d'une séparation partielle des cellules, elles s'arrondissent et les méats deviennent plus grands. C'est cet accroissement qui détermine souvent la première rupture externe de l'écorce, celle de l'assise subéreuse. Le *Castanea vulgaris* m'a montré de très beaux exemples de cet accroissement, mais il est fréquent ailleurs.

ou lui sont contemporaines, dans tous les cas ; elles ne peuvent donc être formées par lui, ni à ses dépens.

Le processus du développement reste aussi le même que dans les autres lenticelles primaires, mais il est plus lent. Les cellules péricycliques, et souvent aussi bon nombre de celles du parenchyme sous-jacent, s'arrondissent, grandissent et se cloisonnent, formant une masse prolenticellaire qui forme un petit mamelon profond sans aucune cellule subérifiée. Ce mamelon péricyclique n'est pas facile à distinguer aux débuts, parce qu'il est très peu marqué et que sa situation n'est pas constante, à côté (fig. 16 et 17, Pl. II), au-dessus ou au-dessous (fig. 18 et 19, Pl. II) du point de sortie de la radicelle. On le prendrait facilement pour un simple élargissement du foyer spécial de cloisonnements qui établit, à travers le péricycle de la racine mère, le raccord de ses tissus avec ceux de la radicelle. Le péricycle subit du reste, au moment de la chute de l'écorce primaire, une extension générale mais faible, accompagnée souvent de cloisonnements variés surtout en face des rayons, et même d'un arrondissement des cellules avec production des méats (*Cerasus Padus*). Mais bientôt on distingue à la base de la radicelle un véritable mamelon, bien visible, avec des cellules arrondies séparées par des méats, qui soulève l'écorce primaire et contribue à sa rupture et à sa chute.

Dans ce mamelon prolenticellaire, les cloisonnements sont immédiatement tangentiels, quoiqu'il s'en produise aussi d'autres en direction radiale. Ils s'effectuent à plusieurs niveaux, mais ils sont prépondérants au contact de l'endoderme. Celui-ci subérifie presque toujours ses cellules de bonne heure, et joue exactement au-dessus de la jeune lenticelle péricyclique le même rôle que l'épiderme pour les lenticelles superficielles (Voy. *end*, fig. 19, Pl. II).

Quand l'endoderme se rompt, les cloisonnements se localisent profondément, au-dessous d'une assise profonde de cellules, qui subérifient leurs parois et qui forment ainsi une

couche de fermeture. Les cellules arrondies et non subérifiées qui sont rejetées sont les cellules comblantes.

C'est cet état déjà avancé que montrent les figures 18 et 19 qui représentent une coupe de racine de *Cerasus Padus* à deux grossissements différents. Ces figures ne représentent pas la radicelle en même temps que la lenticelle, parce qu'ici les deux formations se trouvant superposées ne pouvaient être conservées dans une même coupe transversale. L'écorce primaire, encore présente, est largement fendue en ce point. Le périderme (*per*) est déjà subérifié tout autour de la lenticelle, dans une seule assise, probablement avant la rupture de l'endoderme (*end*) et la production concomitante de la couche de fermeture (*f*, *f'*) à travers la lenticelle. Les cloisonnements se produisent sous la lenticelle à tous les niveaux et ne permettent pas de distinguer nettement le cambium.

Il résulte de cette description que le processus de développement, pour les lenticelles primaires de la racine, est identique à celui des lenticelles péricycliques de la tige.

Pour les plantes dont la racine garde longtemps son écorce primaire (*Aralia*, *Ilex*, *Asphodelus*), le processus est aussi le même, du moins ce que j'ai pu en voir dans *Aralia*, en particulier. Dans ce cas, le périderme est également cortical, mais il est tardif au moins chez *Ilex*.

Remarque. — L'ébauche corticale de la lenticelle de la racine apparaît de très bonne heure, je l'ai aperçue à 12 millimètres du point végétatif de la racine de *Castanea*. Quand on examine des germinations de cette plante, on voit, à la fois sur la région hypocotylée et sur la racine, apparaître des mamelons qui se ressemblent tous beaucoup. Ce sont les futures lenticelles de la tige et de la racine. Ils naissent presque en même temps; cependant ceux de la racine sont un peu plus hâtifs. Mais les lenticelles corticales de la tige, nées sous un stomate, subissent leur évolution régulière dans une écorce persistante; tandis que celles de la racine, nées au-dessus d'une radicelle non

encore sortie, sont arrêtées de bonne heure par l'exfoliation de l'écorce. La lenticelle permanente, qui naît ensuite dans le cylindre central au-dessous de cette ébauche, se trouve de ce fait très en retard sur la lenticelle caulinaire.

Il faut noter aussi que la lenticelle péricyclique avorte très souvent, ce qui rend encore plus difficile à trouver les premiers stades de développement. Plus tard, les radicelles sans lenticelles à leur base avortent fréquemment à leur tour.

3° *Lenticelles naissant à la base des bourgeons.* — Je n'ai pas étudié d'une manière approfondie la naissance de ces lenticelles (signalées p. 33 et 51). Mais il paraît évident qu'elles se forment toujours après la chute de la feuille, ou très peu avant. Il y a dès lors un rapport entre la prolifération qui leur donne naissance, la chute de la feuille et la végétation du bourgeon (Voy. *Physiologie*, p. 200). Aux plus jeunes états observés (*Daphne*), j'ai observé un parenchyme méatifère à très petites cellules arrondies. Toutefois les méats sont assez tardifs, le parenchyme est tout d'abord polyédrique.

B. — *Lenticelles secondaires.*

La naissance et le développement des lenticelles secondaires paraît s'effectuer absolument suivant le même type que chez les lenticelles primaires. Aussi, je me contenterai de décrire seulement quelques cas intéressants.

4° *Naissance de lenticelles dans l'écorce de la tige, mais indépendamment des stomates.* — Sur les pousses très vigoureuses de Redoul (*Coriaria myrtifolia*), produites chaque année au jardin botanique de Bordeaux, et qui atteignent 2m,50 de hauteur, j'ai observé la formation très abondante de lenticelles tardives, qui représentent un type de développement non décrit par Stahl (**15**), mais décrit par Müller (**19**). Elles naissent en effet aux dépens du

parenchyme sous-épidermique, mais indépendamment des stomates et du périderme.

Dans le courant de juillet, on voit, en des places nombreuses, la surface encore verte de la tige toute couverte de protubérances brunâtres, surbaissées. Elles sont surtout abondantes en haut des entre-nœuds, sous les cicatrices foliaires, tandis qu'au-dessus elles manquent totalement ou en grande partie (Voy. p. 33). Ce sont les lenticelles tardives dont il s'agit. Elles sont encore pour la plupart recouvertes par l'épiderme (sans aucun stomate), ce qui leur donne un aspect luisant; mais cet épiderme est mortifié, ainsi que les cellules sous-jacentes, ce qui leur donne la teinte brunâtre. On trouve, du reste, çà et là, des protubérances plus jeunes, récemment formées au milieu des autres, de couleur verte, quand elles sont très jeunes, blanchâtre quand elles sont plus âgées. On voit ainsi facilement que leur nombre augmente de plus en plus, surtout vers le bas de la tige, où elles se disposent en files et confluent en plages plus où moins étendues.

En coupe, on reconnaît que chaque protubérance est produite par une petite plage de cellules corticales, arrondies et cloisonnées tangentiellement, plus riches en chlorophylle que les autres cellules de l'écorce. Au milieu de la protubérance deux à quatre assises corticales ont contribué à les former; sur les bords ce nombre diminue et se réduit à l'assise sous-épidermique, cloisonnée, mais sans méats. C'est le début du liège qui commence ici, comme toujours, à partir de la lenticelle.

La prolifération cellulaire soulève l'épiderme dont les cellules s'étirent quelque temps. Les cloisonnements se localisent bientôt, à une profondeur de quatre à cinq assises, laissant en dehors, sous l'épiderme intact, des cellules arrondies à parois cellulosiques. Ces cellules ne tardent pas à mourir, en brunissant, surtout quand il s'est produit au-dessous d'elles une assise subérifiée.

Désormais la jeune lenticelle est entièrement constituée,

elle continue à proliférer, ce qui rompt bientôt l'épiderme. Tout le reste du développement est semblable à celui des lenticelles ordinaires du Redoul.

J'ai trouvé sur *Hedera Helix*, *Quercus pedunculata*, *Tilia sylvestris*, *Datura Stramonium*, etc., des lenticelles analogues.

Il convient de rapprocher de ces lenticelles des formations très semblables trouvées sur le Jasmin (*Jasminum officinale*), plante dont la tige est couverte de stomates nombreux. Les lenticelles normales sont absentes. Mais il apparaît au-dessous du collenchyme sous-épidermique des formations tardives qui y correspondent. Elles débutent, comme les lenticelles tardives du Redoul, par des petites taches vert foncé, luisantes, qui, finalement, deviennent brunâtres et peuvent s'ouvrir en prenant l'apparence des lenticelles.

Leur développement débute par un parenchyme prolenticellaire qui tend à s'hypertrophier, mais la séparation des cellules est moindre que dans les lenticelles ordinaires, et le liège formé après l'ouverture est sans méats. Le phelloderme est peu épais, les cellules s'y arrondissent tardivement; l'écorce sous-jacente est à cellules arrondies et cloisonnées souvent sur une grande épaisseur. Par cette structure, les lenticelles du Jasmin présentent un intermédiaire très net entre les lenticelles ordinaires et de simples plages péridermiques.

5° *Lenticelles secondaires d'origine péridermique.* — Stahl a découvert la naissance de lenticelles aux dépens du périderme (15).

Nous n'aurions pas à revenir sur la description qu'il en donne, s'il n'attribuait la naissance au phellogène seul. Toutes les coupes de lenticelles secondaires assez jeunes que j'ai pu examiner (racines de *Robinia*, *Quercus*, *Cerasus*; tiges de *Platanus*, *Malus*, etc.), m'ont au contraire montré que plusieurs assises du phelloderme y prenaient part aussi. Il se produit ainsi un massif prolenticellaire aux dépens, non

d'une assise, mais de plusieurs assises du périderme.

L'examen attentif des figures publiées par les auteurs confirme le fait (Voy. Stahl, **15**, fig. 12, et Müller, **19**, fig. 5).

Du reste la distinction établie par Stahl n'est pas si profonde qu'il semblait le croire. Car les tissus primaires et secondaires s'équivalent parfaitement pour la formation des lenticelles, et parfois cette équivalence est simultanée sur les faces d'une même branche.

Ainsi, sur des rameaux de Tilleul de deux ans, j'ai trouvé des lenticelles de seconde formation très nombreuses à la face supérieure, et quelques-unes débutant aussi à la face inférieure. Ces lenticelles étaient toutes nées indépendamment des stomates, car ceux-ci avaient tous donné dès la première année des lenticelles qui avaient acquis un grand développement, tandis que les lenticelles secondaires étaient encore petites. Les lenticelles secondaires de la face inférieure, encore *sans périderme*, étaient nées dans l'écorce, aux dépens de la deuxième ou troisième assise du collenchyme. On le voyait aisément, des portions de collenchyme étant rejetées. Elles avaient la constitution normale, une ou deux couches de liège, peu de cellules comblantes, un phelloderme épais de cinq à sept assises avec de grands méats.

La face supérieure était pourvue d'un périderme épais, et les lenticelles s'étaient formées aux dépens des parties vivantes de ce périderme. Elles avaient du reste une constitution analogue.

Ainsi, sur une même branche, d'un côté la lenticelle se formait aux dépens de l'écorce primaire, de l'autre aux dépens de l'écorce secondaire. L'équivalence des tissus est donc complète pour la formation des lenticelles, et la distinction établie par Stahl n'a pas l'importance qu'il lui attribuait.

Aussi, ne sommes-nous nullement surpris de voir chez diverses Monocotylédones (racines de *Tornelia*, tiges et racines de *Philodendron*), ayant un périderme, des lenticelles se former non pas aux dépens de ce périderme

comme chez les Dicotylédones, mais aux dépens de l'écorce sous-jacente (**17**, **19**, **39**). Le même fait existe probablement aussi chez les Dicotylédones, mais on ne l'a pas encore signalé.

6° *Lenticelles et rhytidome.* — J'ai déjà parlé du rejet des lenticelles dans les arbres à rhytidome crevassé ou écailleux (p. 40) et de la formation de nouvelles lenticelles dans le nouveau périderme. Cette formation a été assez bien décrite pour le Platane par Stahl ; elle a été aussi étudiée par Müller, qui a confirmé la description de Stahl. Je l'ai étudiée à mon tour, et suis arrivé à reconnaître certaines particularités que je ne décrirai pas ici.

Pour les arbres à rhytidome persistant et profondément crevassé, j'ai dit plus haut que les nouvelles lenticelles naissent au fond de la crevasse. C'est aux dépens du périderme nouvellement établi que se fait le parenchyme prolenticellaire, probablement par le procédé décrit il y a un instant. Mais une particularité intéressante est à signaler à ce sujet, c'est l'existence presque générale d'un accroissement tangentiel des tissus parenchymateux au-dessous de la crevasse, et des lenticelles par conséquent.

Il en résulte une extension graduelle avec élargissement de la fente, et le parenchyme lenticellaire, moins résistant, paraît favoriser cette extension. On voit particulièrement bien ce phénomène sur l'Ormeau (*Ulmus campestris*, Voy. fig. 2, p. 39). Il ne se produit pas chez le Platane (**48**).

III. — Relations d'origine entre les lenticelles et le périderme.

Il existe des rapports intimes entre l'origine des lenticelles et celle du périderme aussi bien sur la racine que sur la tige.

1° *Relation avec les lenticelles primaires.* — Le périderme

ne naît jamais avant les lenticelles primaires. Il naît toujours après elle, ou en même temps et à peu près à la même profondeur. Si la lenticelle est corticale, le périderme l'est aussi; si elle est péricyclique, le périderme l'est également.

Toutefois, il arrive le plus souvent que le tissu prolenticellaire occupe plusieurs assises, tandis que le périderme s'établit aux dépens d'une seule.

La première apparition du périderme dépend de la saison. Elle est tardive sur les entre-nœuds du printemps; elle est, au contraire, très hâtive et presque contemporaine de l'apparition de la lenticelle sur les entre-nœuds tardifs. Pour les lenticelles et les péridermes péricycliques, ces différences sont beaucoup moins accentuées, la formation du périderme est presque contemporaine de celle de la lenticelle. Mais l'époque et le degré de subérification varient : tantôt plus hâtifs, tantôt moins dans la lenticelle que dans le périderme.

2° *Relations avec les lenticelles secondaires.* — Il arrive quelquefois que des lenticelles secondaires naissent dans l'écorce avant le périderme (*Coriaria*, etc., p. 87). Ordinairement, comme nous l'avons dit, un périderme généralisé existe quand elles apparaissent, et c'est presque toujours à ses dépens que se développent les nouvelles lenticelles entre les anciennes (exceptions: quelques Monocotylédones, *Tornelia*, *Philodendron*, p. 90). La même chose paraît avoir lieu quand il y a des péridermes successifs, mais le sujet mérite de nouvelles recherches.

CHAPITRE IV

ÉVOLUTION DE LA LENTICELLE

Dès sa naissance et indéfiniment dans la suite, la lenticelle est le théâtre d'une évolution particulière. Cette évolution n'a été mise en lumière par les auteurs que d'une

manière notoirement insuffisante. Or, c'est justement en suivant attentivement les diverses phases de ce développement tout spécial, que l'on est éclairé le mieux sur la nature morphologique et physiologique de ces organes. C'est pourquoi, au risque de paraître nous répéter, nous allons essayer de suivre en détail l'évolution de la lenticelle à partir de sa naissance, puis à l'état adulte, dans les deux types de structure que nous avons distingués.

I. — Premiers stades de l'évolution dans le Sureau.

J'ai choisi le Sureau comme type d'étude de l'évolution, depuis la naissance, parce que cette plante avait déjà été étudiée par Stahl (**15**), et aussi parce que la grande taille des cellules permet de suivre plus exactement les réactions dont elles sont le théâtre. Toutefois il est important de rappeler au début, que les premiers stades de l'évolution ne sont pas tout à fait semblables chez les autres plantes, particulièrement chez celles du premier type de structure.

Sur les jeunes entre-nœuds qui n'ont encore acquis que la moitié ou le tiers de leur accroissement, la place de chaque future lenticelle est représentée à l'œil nu par une petite tache allongée d'une couleur verte un peu plus pâle que le reste de la surface. On lui donne le nom de tache prolenticellaire. A mesure que l'entre-nœud s'accroît, la tache devient plus visible et plus large, et son centre s'élève d'ordinaire en un petit mamelon peu proéminent. Bientôt ce mamelon change de couleur, il passe du blanc au jaune, puis au brun. C'est l'indice d'une altération locale de l'épiderme et du parenchyme sous-jacent. Un peu après cet épiderme est rompu suivant une fente parallèle à l'axe ou d'une manière irrégulière (fig. 22, Pl. III) et le tissu interne fait hernie au dehors en écartant les bords de la fente, d'où résulte l'apparence à deux lèvres que gardera désormais la lenticelle. Le tissu qui apparaît ainsi à l'extérieur, quelquefois d'un blanc pur, passe très rapidement au brun. La len-

ticelle semble ensuite rester stationnaire ; elle grossit cependant et bientôt une nouvelle rupture se produit tout à coup, suivie de la sortie partielle d'une nouvelle masse cellulaire qui, se partageant en deux moitiés, augmente l'épaisseur et l'écartement des deux lèvres. Ce processus se reproduit plusieurs fois dans l'année, si bien qu'à la fin de la saison la lenticelle a acquis un relief considérable ; en outre elle s'est allongée et élargie. Elle gardera cette apparence, sauf des modifications secondaires.

Ces ruptures successives dont la lenticelle est le théâtre correspondent à autant de cycles évolutifs qui se passent à son intérieur. C'est ce que nous allons étudier maintenant.

1° *Premier cycle de développement.* — Le premier cycle de développement comprend plusieurs phases.

a. *Prolifération cellulaire.* — Comme nous l'avons déjà dit (p. 80) et comme l'a décrit Stahl pour les premières phases, les transformations dont nous venons de parler sont causées par une prolifération cellulaire. La tache prolenticellaire est représentée par un stomate au-dessous duquel le collenchyme cortical est interrompu et remplacé par des cellules à parois minces, arrondies, riches en chlorophylle. Ces cellules sont tout à fait analogues à celles qui existent dans la profondeur de l'écorce et qui constituent sous le collenchyme une couche verte dite couche herbacée. Elles laissent au-dessous du stomate une lacune assez grande, la chambre sous-stomatique, tapissée par des cellules moins riches en chlorophylle, et qui communique largement avec l'écorce interne par les méats du tissu vert.

Bien avant que l'entre-nœud ait achevé sa croissance, les cellules du tissu prolenticellaire se mettent à grandir. Il faudrait peut-être dire plutôt que l'accroissement primaire, non terminé dans l'entre-nœud, se prolonge sous les stomates suivant un processus spécial. Ces cellules grossissent, tout d'abord en arrondissant leurs angles, et l'air s'insinue depuis la chambre dans des méats de plus en plus étendus ; c'est pour-

quoi chaque tache prolenticellaire devient blanchâtre en son milieu. Des coupes tangentielles faites à cette période montrent que le stomate s'est aussi accru, l'ostiole est plus largement ouvert (comparez fig. 20 et 21, Pl. III). Les cellules situées au-dessous ne se contentent pas de grossir, elles se cloisonnent aussi. La direction des cloisons est tout d'abord quelconque, cependant les premières et les plus profondes ont plutôt une direction radiale. Aussitôt formées, les nouvelles cellules tendent à s'accroître aussi en se séparant en partie, puis en se cloisonnant à leur tour. Cette prolifération cellulaire se produisant à la fois dans un assez grand nombre de cellules, le tissu augmente rapidement et forme un petit mamelon qui comble la chambre sous-stomatique et soulève l'épiderme. En même temps les cellules corticales voisines situées sur les côtés et au-dessous subissent des transformations analogues, mais moins accentuées, si bien que la jeune lenticelle présente déjà la forme caractéristique de lentille biconvexe qu'elle conservera dans la suite. Cette lenticelle n'est pas ronde, mais allongée dans la direction du rameau ; c'est aussi dans cette direction que le tissu méatifère s'étend le plus loin (Voy. d'Arbaumont, **20** : la figure est très claire).

L'épiderme et le stomate ne restent pas étrangers à ces transformations ; ils subissent pendant quelque temps un accroissement propre, grâce auquel le mamelon reste enveloppé. Chaque cellule stomatique s'allonge en s'arquant davantage, l'ostiole devient très large (fig. 21, Pl. III). En même temps les cellules épidermiques s'allongent en directions rayonnantes et se cloisonnent pour suivre l'accroissement des tissus sous-jacents. La figure 24 (Pl. III) montre une coupe tangentielle faite dans un mamelon très avancé. On y voit une large couronne de cellules épidermiques en train de se cloisonner, avec le stomate altéré au centre du cercle.

b. *Altération externe et régularisation des cloisonnements au-dessous de la région altérée.* — L'altération présentée par

le stomate au sommet du mamelon est accompagnée de la mort d'une couronne de cellules épidermiques (également visibles sur la figure 24). Autour d'elles et au-dessous d'elles, les cellules épidermiques et corticales cessent de s'accroître, et la chlorophylle qui existait dans les dernières est remplacée par des granulations brunes ; c'est pourquoi le sommet du mamelon, devenu tout d'abord blanc jaunâtre, est bientôt passé au brun. Tout ce sommet est occupé par des cellules devenues incapables de tout accroissement ; elles y forment une sorte d'enclave inerte. Mais tout autour de cette enclave le développement continue comme auparavant. La prolifération cellulaire s'étend même en profondeur et sur les côtés à un plus grand nombre de cellules et leur ensemble représente une cuvette profonde enchâssée dans l'épiderme par ses bords. Les cloisonnements se trouvant ainsi localisés prennent aussitôt une direction parallèle à la surface de cette cuvette : ils sont tangentiels au fond, et deviennent de plus en plus obliques sur les côtés, jusqu'à prendre une direction perpendiculaire dans l'épiderme (fig. 22 et 24) et dans les cellules corticales immédiatement sous-jacentes. Dans l'écorce ils engendrent de courtes files de cellules aplaties, toutes orientées en directions rayonnantes vers la région altérée de la lenticelle. Ces files sont radiales dans la profondeur, elles deviennent tangentielles sur les côtés. Leur ensemble dessine une lame de méristème concave enchâssée peu profondément au milieu de la jeune lenticelle.

Mais les cloisonnements radiaux qui existaient au début ne cessent pas de se produire dans les parties les plus profondes de la lenticelle, ils continuent au contraire à engendrer de nouvelles cellules qui prennent des méats et contribuent ainsi à augmenter la masse lenticellaire. On les voit plutôt sur la périphérie du fond de la cuvette.

c. *Rupture de l'épiderme.* — En même temps que les cellules se multiplient elles tendent à s'agrandir ou au moins à s'arrondir ; il en résulte une tension qui soulève les parties externes du mamelon et qui ne tarde pas à briser l'épiderme.

Il arrive du reste parfois que l'épiderme, déjà mortifié, se brise sans avoir été distendu par les parties situées au-dessous. Trécul avait donc raison d'insister sur l'importance de cette mortification préalable des cellules épidermiques (**14**, p. **22**), tandis que Stahl (**15**) a, dans sa description trop brève, laissé croire que la déchirure est le résultat d'une simple action mécanique.

La rupture a lieu tantôt à partir du stomate, comme l'a dessiné Stahl, tantôt à côté (fig. 22 et 24). La fente est le plus souvent longitudinale et s'élargit très vite par suite d'une expansion rapide des tissus sous-jacents.

d. *Fermeture par subérification.* — Les cellules ainsi amenées à l'extérieur étaient devenues incapables de tout accroissement : elles sont simplement repoussées par les cellules sous-jacentes (hypertrophie, p. 98). Mais elles n'en réagissent pas moins. Si la poussée est faible et lente, elles ont le temps de subérifier leurs membranes avant même que la déchirure se soit produite, ou bien quand elle est encore étroite (fig. 22). Sinon elles périssent rapidement au contact de l'air libre et ce sont les cellules d'une ou plusieurs assises plus profondes qui se subérifient (fig. 23, *sub*). Il s'établit ainsi dans tous les cas une lame subéreuse en forme de cuvette peu profonde. Elle forme en travers de la lenticelle une vraie *couche de fermeture* hâtive, qui remplace plus ou moins l'épiderme et protège les cellules situées au-dessous contre la dessiccation. La fermeture est du reste bien moins parfaite qu'avec l'épiderme, car les méats subsistent entre les cellules subérifiées.

La subérification est accompagnée assez souvent d'une lignification des parois, surtout sur les bords de la lenticelle.

Ces transformations chimiques sont indiquées tout d'abord par le vert d'iode. Ce réactif colore en vert bleu les parois lignifiées, en jaune les parois seulement subérifiées. J'ai vérifié ici, et dans bien d'autres cas, ces indications à l'aide des réactifs chimiques classiques : par la

phloroglucine et l'acide chlorhydrique il y a coloration rose indiquant la lignification (celle-ci n'est forte que sur les lenticelles formées sur les entre-nœuds tardifs). Par AzO^3H ces parois se colorent en jaune. Si l'on chauffe un peu, qu'on lave et qu'on traite par KOH, on voit très nettement dans chaque cellule la couche de subérine sous forme d'un sac jaune à parois fortement ondulées et plus ou moins détachées de la membrane cellulosique. En chauffant à nouveau dans la KOH concentrée, ce sac fond en gouttelettes jaunes. Il y a donc bien nettement subérification. On voit facilement, à l'aide de ces réactifs, que dans les premières lenticelles ces modifications chimiques commencent souvent avant la rupture de l'épiderme, et s'accentuent quand les cellules arrivent au contact de l'air libre; c'est alors seulement qu'il s'établit une *couche de fermeture* bien continue. Cette couche ayant la forme d'un verre de montre, ses bords sont enchâssés dans l'épiderme et les cellules épidermiques correspondantes possèdent aussi une couche de subérine, comme les autres cellules. Les figures 23 et 24 montrent ces cellules épidermiques subérifiées en coupe transverse et tangentielle. La figure 23 montre en outre à l'extérieur de cette couche des cellules déformées (*ccl.*) : ce sont des cellules qui ont été tuées par le contact de l'air libre, sans avoir eu le temps de se subérifier.

Les cellules vivantes situées sous la couche de fermeture réagissent d'une tout autre manière que nous allons étudier maintenant.

e. *Hypertrophie et formation des cellules comblantes.* — Au moment où l'épiderme se rompt, il se produit un phénomène remarquable. Les cellules qui ne se subérifient pas, mais qui déterminent la rupture, étaient jusqu'alors plus ou moins aplaties dans le sens tangentiel. Subitement délivrées de la pression extérieure, elles ne se contentent pas de changer de forme en s'arrondissant : chacune d'elles grandit rapidement vers l'extérieur par extension de ses parois non tangentielles, de sorte qu'elles passent de la forme aplatie

à une forme plus ou moins allongée radialement. Les portions tangentielles de leurs parois ne subissent qu'une extension faible ou nulle, gardant leur épaisseur, tandis que les autres s'amincissent beaucoup (fig. 23 ; Voy. par exemple la cellule *ccl.* du milieu de la lenticelle), les méats deviennent aussi plus larges. La transformation est si complète et si rapide que ces cellules deviennent méconnaissables. Et comme l'hypertrophie a lieu dans plusieurs assises superposées, le volume total de la lenticelle est subitement augmenté de beaucoup. En même temps ces cellules, n'étant plus rattachées les unes aux autres que par des bases étroites, se dérangent souvent de leur position primitive et subissent des déformations plus ou moins considérables. Grâce à sa forme concave, la couche de cellules subérifiées ne gêne pas cette hypertrophie ; elle lui cède en se soulevant tout entière, devenant de moins en moins concave, et finalement convexe. En même temps les bords de la déchirure épidermique s'écartent et se soulèvent en formant une boutonnière qui s'ouvre progressivement. Sous l'influence du contact de l'air, déterminé par cette ouverture, l'hypertrophie diminue puis s'arrête entièrement. Désormais les cellules hypertrophiées sont devenues incapables de tout accroissement et elles ne tardent pas à mourir : elles forment ces grandes cellules arrondies à parois minces que Stahl avait nommées *cellules comblantes*, mais dont il a décrit la formation d'une manière notablement insuffisante.

L'hypertrophie ne se produit pas toujours après l'apparition de la couche subérifiée ; il arrive souvent qu'elle la précède au contraire, surtout dans les lenticelles du printemps. Ces deux phases sont donc à certains égards indépendantes. Nous verrons, en effet, que l'une dépend de l'action desséchante de l'air, l'autre dépend de la subite dépression qui suit la rupture (Voy. p. 152 et 153).

Ici se termine du reste le premier cycle évolutif de la jeune lenticelle. Par suite de la rupture de l'épiderme et de

l'hypertrophie suivie de mort ou de subérification des cellules en files radiales qui se multipliaient, la lenticelle est profondément altérée. Elle disparaîtrait si une nouvelle prolifération n'apparaissait dans la profondeur de l'écorce et ne reconstituait une nouvelle lenticelle à la place de la première. C'est cette nouvelle prolifération qui marque le début du deuxième cycle évolutif.

2° *Deuxième cycle.* — On voit apparaître des cloisons nouvelles dans des cellules de l'écorce jusqu'alors inertes. Ces cellules forment une couche en forme de cuvette très concave (*a*, *b*, *c*, *d*, fig. 23) profondément enchâssée dans l'écorce et enveloppant toutes les parties transformées dans l'évolution qui vient d'avoir lieu. Cette couche est formée d'abord d'une seule assise, mais bientôt elle en comprend deux ou trois (*cl*, *cl'*). Elle devient le lieu principal des cloisonnements, c'est-à-dire de la prolifération nouvelle qui va reconstituer la lenticelle. Elle mérite par conséquent le nom de couche génératrice, et du reste les cloisonnements y sont immédiatement orientés parallèlement à la cuvette. Il se produit cependant aussi des cloisonnements perpendiculaires, mais ils sont plus profonds.

Il y a donc un véritable déplacement de la région génératrice. L'ancienne a disparu, c'est une nouvelle qui vient d'apparaître. Ce fait important paraît avoir échappé complètement à tous les auteurs qui ont étudié le développement des lenticelles. Tous croyaient, à la suite surtout des belles recherches de Stahl, que la région génératrice une fois établie, restait parfaitement fixe. Elle était pour tous très analogue au phellogène, engendrant vers l'extérieur des cellules analogues au liège, mais arrondies et tardivement subérifiées, les *cellules comblantes*; vers l'intérieur des cellules analogues au phelloderme et n'en différant que par la présence de méats. Cette conception simpliste est inexacte, non seulement parce que la zone génératrice n'est pas toujours la même, mais encore parce que les cloisonnements s'y

produisent simultanément à plusieurs niveaux. La simultanéité des cloisonnements dans des assises superposées est facile à discerner au début. Plus tard elle l'est moins, quand ce sont deux ou trois jeunes cellules d'une même file qui se cloisonnent en même temps (Voy. cependant fig. 25 et 26, Pl. IV).

La couche génératrice engendre surtout de nouvelles cellules vers l'intérieur, en ordre plutôt centrifuge ; ces cellules acquièrent de la chlorophylle, régénérant ainsi une couche verte profonde au fond de la lenticelle. Elles sont en séries radiales et possèdent des méats comme les cellules voisines : elles représentent le phelloderme de la jeune lenticelle. Par leur prolifération continuelle, elles soulèvent et compriment de plus en plus toutes les cellules situées au-dessus d'elles, en déformant surtout les grandes cellules à parois cellulosiques minces situées sous la couche de fermeture. Celle-ci est d'abord soulevée, elle passe de la forme concave à la forme convexe et forme, en somme, un nouveau mamelon entre les lèvres de la lenticelle qu'il écarte de plus en plus. La fente épidermique s'allonge aussi à cette période.

Du reste le soulèvement est encore dû non seulement à la formation de cellules profondes, mais aussi à l'accroissement individuel des cellules formées. Ces cellules tendent en effet à s'accroître radialement. Tant que la couche subéreuse résiste, elles ne peuvent le faire que très peu. Mais bientôt cette couche est brisée à son tour, et chacune d'elles grandit rapidement vers l'extérieur, ou pour le moins s'arrondit librement, absolument comme ceci avait eu lieu lors de la rupture de l'épiderme. De là aussi un élargissement nouveau de la lenticelle, avec accroissement de l'épaisseur des deux lèvres de la boutonnière ; celles-ci sont formées dès lors par trois couches, l'épiderme, quelques cellules feutrées, une lame subéreuse brisée.

Mais, par suite de la rupture, les cellules amenées au contact subit de l'air libre ont leur accroissement immé-

diatement arrêté, elles se flétrissent et meurent sans transformer leurs membranes, mais en brunissant. Avec les cellules primitivement hypertrophiées elles forment une masse assez considérable de cellules comblantes, brunes, friables, qui remplissent l'ouverture des lèvres de la lenticelle. Une nouvelle fermeture s'établit aussitôt aux dépens de cellules situées au-dessous et faiblement hypertrophiées; chacune de ces cellules subérifie ou lignifie plus ou moins ses parois. Cette deuxième couche subéreuse peut du reste apparaître avant la rupture de la première, comme celle-ci l'avait fait à l'égard de l'épiderme; dans ce cas, l'hypertrophie ultérieure frappe un nombre moins grand de cellules.

Comme on le voit, le deuxième cycle est identique au premier, il comprend les mêmes phases, en particulier la prolifération initiale, puis la rupture externe, enfin l'hypertrophie et la cicatrisation.

3° *Cycles évolutifs ultérieurs.* — Le troisième cycle débute encore par l'apparition d'une nouvelle couche génératrice plus profonde que les précédentes. Elle peut encore s'établir dans l'écorce verte, mais il arrive souvent qu'elle se forme plutôt dans les cellules vertes du phelloderme, c'est-à-dire aux dépens de parties de la lenticelle restées vivantes et inaltérées. C'est un fait qui se maintiendra dans la suite, la lenticelle s'entretiendra elle-même, en se renouvelant dans ses parties profondes.

Les autres phases se succèdent de la même manière qu'auparavant, amenant de nouveaux déplacements, c'est-à-dire de nouveaux cycles. Ces processus successifs se répètent plusieurs fois dans l'année, de sorte qu'à la fin de la période végétative la lenticelle très agrandie possède la structure indiquée plus haut (p. 64); au-dessus d'un phelloderme plus ou moins épais, des couches épaisses de cellules comblantes, feutrées, séparées par des lames subérifiées. Ces dernières, formées par simple subérification

de cellules adultes, possèdent entre elles de grands méats ; elles ne représentent donc pas du liège anatomique, mais plutôt des cellules comblantes subérifiées comme nous l'avions indiqué (p. 64). Du reste leur origine est variable chez le Sureau, comme nous l'indiquerons plus loin (p. 122).

II. — Premiers stades de l'évolution chez les autres lenticelles.

Quand on étudie les autres lenticelles depuis l'origine, on constate que leur développement subit aussi des phases analogues à celles que présente le Sureau. Mais leur succession n'est pas généralement la même et elle présente des variations diverses. On comprend facilement, du reste, que je n'aie pu en suivre partout le détail d'une manière aussi complète que dans le Sureau, quoique j'aie poussé loin cette étude pour plusieurs espèces.

Néanmoins, j'ai exécuté un assez grand nombre de coupes pour reconnaître nettement que, comme les structures se ressemblent, les évolutions se ressemblent aussi. De sorte qu'il est possible d'en suivre les phases non seulement par l'étude du développement proprement dit, dans une espèce, mais aussi par l'étude du développement comparé.

1° *Traits généraux du développement.* — Ce développement présente partout les mêmes traits généraux. Il commence toujours par une prolifération de cellules corticales. D'abord confuse, cette prolifération s'oriente bientôt suivant une cuvette concave, au-dessous du stomate. L'épiderme de la région stomatique est soulevé et ses cellules s'altèrent, puis se déchirent. Une couche de cellules plus ou moins profondément situées subérifie alors ses parois, soit avant, soit après la déchirure, et constitue une couche de fermeture en travers de la jeune lenticelle.

Des différences nombreuses apparaissent ensuite dès qu'on cherche à observer de plus près les phases du déve-

loppement. Elles ont toutes pour origine première l'époque et la manière dont se fait la rupture, et la nature spécifique des réactions qui s'ensuivent.

2° *Variations de la rupture.* — Sous l'influence de la prolifération interne, l'épiderme est rompu d'abord. Plus tard la couche de liège formée au-dessous est rompue à son tour. Puis ultérieurement d'autres ruptures semblables frappent les couches successives par lesquelles la lenticelle se referme continuellement. La rupture se fait de différentes manières.

a. *Rupture totale.* — Il arrive souvent, principalement au début du printemps, ou dans des conditions de grande humidité, que la rupture est totale, si bien que la lenticelle est largement ouverte et que ses cellules en prolifération sont visibles de l'extérieur. C'est le cas que nous avons décrit dans le Sureau. Je l'ai rencontré dans un grand nombre d'autres plantes (*Acer campestre, Alnus glutinosa*, *Æsculus Hippocastanum*, *Castanea vulgaris*, *Ampelopsis quinquefolia*, *Coriaria myrtifolia*, *Fraxinus excelsior*, etc.

b. *Rupture partielle mais brusque.* — Dans les lenticelles du premier type de structure et, çà et là, dans celles du deuxième type, il existe normalement une couche de liège interne au moment où l'épiderme se rompt. Plus tard cette première couche de liège n'est rompue elle-même qu'après l'apparition d'une nouvelle couche subérifiée plus profonde. De la sorte la lenticelle n'est jamais entièrement ouverte, car il subsiste toujours au moins une couche de fermeture.

Les ruptures qui se produisent ainsi sont d'autant plus brusques que la lame est plus mince et plus homogène. C'est ce qui est réalisé dans le premier type de structure avec des lames souvent d'une seule assise de cellules à parois minces et intimement unies.

c. *Rupture partielle et progressive.* — Dans les lenticelles du deuxième type de structure, il apparaît sous l'épiderme, ou à une faible profondeur, une couche subérifiée de plus

en plus épaisse. Les cellules de cette couche sont arrondies, leur cohésion est moindre que celle des lames subéreuses du premier type. Aussi l'épaisse fermeture ainsi produite ne subit-elle qu'une rupture partielle et progressive, localisée dans les parties externes devenues trop convexes, tandis que ses parties internes s'accroissent sans cesse. Ce n'est que lorsque l'accroissement subit lui-même des variations brusques que des ruptures notables se produisent, pouvant aller jusqu'à une rupture totale (*Salix*).

3° *Variations de l'hypertrophie.* — Quand il y a rupture totale, c'est-à-dire en général pour les lenticelles du début du printemps, les cellules vivantes de la lenticelle sont entièrement délivrées de la pression externe. Elles s'arrondissent alors, mais l'hypertrophie, portant sur un grand nombre de cellules, reste faible pour chacune d'elles.

Quand la rupture n'est que partielle, le contre-coup mécanique retentit aussi au-dessous de la fermeture qui subsiste, surtout quand la rupture est brusque. Les cellules situées sous cette fermeture, c'est-à-dire tout d'abord celles de la couche génératrice, grandissent rapidement, mais l'hypertrophie reste d'ordinaire très faible, elle se réduit à un simple arrondissement des cellules. J'ai pourtant observé une forte hypertrophie, analogue à celle rencontrée dans le Sureau, chez les jeunes lenticelles de quelques autres plantes (*Quercus pedunculata*, *Robinia Pseudacacia*, *Sorbus aucuparia*, *Æsculus Hippocastanum*). Le degré d'hypertrophie varie du reste avec la saison (Voy. p. 165); mais ce phénomène est beaucoup plus fréquent chez les lenticelles adultes.

4° *Déplacements variés de la région des cloisonnements.* — Par la décompression notable qui suit la rupture, quand celle-ci est brusque, les cellules qui se cloisonnaient ont grandi rapidement en s'arrondissant, et la même transformation frappe aussi des cellules situées au-dessous. Les

cellules qui ont subi cette rapide extension semblent devenues incapables d'accroissement ultérieur, même lorsqu'elle est faible et réduite à un simple arrondissement (1). Les cloisonnements se localisent alors dans une région plus profonde, c'est-à-dire qu'il se produit un véritable déplacement de la région génératrice. L'apparition de ces cloisonnements profonds ne surprend pas quand on l'observe dans les très jeunes lenticelles, parce que la prolifération primitive est encore sensible dans la profondeur; elle ne fait donc que s'accentuer à ce niveau à la suite de la rupture.

Quand il y a rupture totale, les déplacements de la couche génératrice sont considérables : on voit souvent apparaître les nouveaux cloisonnements en pleine écorce. Une masse notable de cellules arrondies est alors rejetée et forme les cellules comblantes. Ce déplacement peut rejeter des portions de parenchyme peu ou point arrondi. J'ai observé ces rejets de cellules d'origine corticale dans toutes les plantes signalées page 104.

Quand la rupture n'est que partielle, respectant une couche de fermeture, mais qu'elle est brusque, le déplacement de la couche génératrice est beaucoup moindre. Il se produit d'abord dans l'écorce, quand c'est l'épiderme qui se rompt, mais bientôt les nouveaux cloisonnements apparaissent uniquement dans le phelloderme. Quand enfin la rupture est graduelle, s'effectuant seulement dans les parties externes d'une fermeture déjà épaisse, la couche génératrice ne semble pas se déplacer sensiblement. Nous verrons comment on peut interpréter ce cas particulier (p. 120).

5° *Lieu variable de la subérification.* — La rupture des fermetures produit un autre effet que la décompression brusque. Elle occasionne une ouverture, c'est-à-dire une action plus directe de l'air extérieur, et la réaction qui en

(1) L'action de l'air extérieur, qui devient toujours plus sensible après une rupture même partielle, concourt à rendre les cellules incapables de croître (Voy. p. 148).

résulte est une subérification (Voy. *Physiologie*, p. 151).

Quand il y a rupture totale, soit de l'épiderme, soit des couches de liège, la subérification porte toujours sur des cellules adultes. Ces cellules sont situées d'ordinaire profondément, toujours au-dessous des cellules qui viennent de s'arrondir ou de s'hypertrophier ; ces dernières meurent sans se subérifier. Dans ce cas, il apparaît donc une fermeture très particulière, ordinairement pourvue de méats, même dans le premier type de structure (fig. 29, Pl. V). Cette fermeture est très hâtive, *elle apparaît avant la nouvelle couche génératrice, et celle-ci s'établit immédiatement au-dessous.*

Quand il n'y a que rupture partielle, mais brusque, la réaction est moins vive, et la couche génératrice nouvelle apparaît tout d'abord, à une certaine profondeur. *Mais les premières cellules nouvelles formées vers l'extérieur par cette couche génératrice se subérifient.* Dans ce cas, la subérification porte donc sur des cellules jeunes formées par cloisonnement centripète à la manière du liège ordinaire. La subérification y est du reste aussi très hâtive, mais elle se fait dans des cellules isolées, de sorte que momentanément on a une lame qui n'est subérifiée que par places (*Cerasus Lauro-Cerasus*, *Coriaria myrtifolia*, *Tilia silvestris*, *Corylus Avellana*, *Carpinus Betulus*). Dès que cette lame est entièrement formée, chez les lenticelles du premier type du moins, la couche génératrice ne produit plus que du phelloderme.

Lorsqu'enfin la couche génératrice ne se déplace pas sensiblement, ce qui a lieu quand la rupture se fait graduellement et seulement dans les parties externes d'une lame épaisse (*Aralia Sieboldii*, *Ampelopsis quinquefolia*, *Salix* divers), la subérification porte aussi sur des cellules nouvelles produites sans cesse vers l'extérieur par cette couche

6° *Origine variable des cellules comblantes non subérifiées.* — Il semble résulter de cette description que les seules cellules comblantes de la lenticelle résulteraient des inclusions produites par les déplacements centripètes de la

couche génératrice. Ces inclusions seraient tout à fait analogues à celles du rhytidome.

En fait, l'origine des cellules comblantes est plus compliquée. Le rejet par inclusions successives semble bien être la source principale, mais il en existe une autre, qui consiste en la *production directe vers l'extérieur de cellules non subérifiées par la couche génératrice.*

D'ordinaire, quand on fait une coupe de lenticelle jeune (ou adulte aussi), on rencontre la couche génératrice en contact direct avec le liège. Cette couche ne donne alors, évidemment, aucune cellule non subérifiée vers l'extérieur.

Mais on trouve aussi quelquefois la couche génératrice *en plein fonctionnement* à distance du liège, engendrant des cellules non subérifiées sur ses deux faces. Les cellules formées dans ce cas vers l'extérieur s'arrondissent et deviennent des cellules comblantes. Il semble alors que nous ayons la réalisation du développement admis comme classique : la production alternante vers l'extérieur de cellules comblantes et de couches de liège. Peut-être le cas est-il vraiment réalisé parfois (mais non toujours) chez quelques plantes (*Ulmus campestris*, *Alnus glutinosa*, *Juglans nigra*). Mais le plus souvent la région génératrice n'est pas permanente, elle se transforme tout entière en cellules comblantes à la suite d'une dépression brusque, et une nouvelle couche génératrice se forme plus profondément. La première activité de cette couche est du reste employée à produire d'abord une nouvelle fermeture subéreuse, puis du phelloderme, et ce n'est que beaucoup plus tard qu'elle donnerait aussi des cellules comblantes non subérifiées par cloisonnement centripète. Ce cas mixte est peut-être le plus fréquemment réalisé (*Corylus Avellana*, *Carpinus Betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Platanus occidentalis*, *Quercus pedunculata*, etc.). Les cellules comblantes y auraient une double origine : les unes seraient des cellules produites directement au dehors par cloisonnement centripète, les autres des cellules de la couche génératrice et du

phelloderme plus ou moins transformées, rejetées d'un seul coup par un déplacement centripète de la région génératrice.

Résumé. — Malgré les variations qu'il présente, on voit facilement que le développement de toutes les jeunes lenticelles présente une grande unité d'aspect général. Partout ce développement suit une évolution particulière dans laquelle existent des phases diverses, successives ou simultanées qui se répètent indéfiniment.

Cette évolution se rapporte à deux catégories de phénomènes, que nous pouvons renfermer sous les noms de *prolifération* et de *cicatrisation*, et qui paraissent indépendantes l'une de l'autre, quoique portant souvent sur des cellules très voisines.

Prolifération. — La prolifération paraît être le phénomène primitif et caractéristique. Elle comprend la multiplication des cellules par divisions et la séparation partielle de ces cellules par des méats. La multiplication présente plusieurs caractères intéressants :

1° L'orientation des nouvelles cloisons suivant une cuvette dès que l'action extérieure se fait sentir notablement.

2° La simultanéité des cloisonnements dans des cellules superposées.

3° Les changements de niveau de ces cloisonnements.

A la séparation des cellules par des méats, il faut évidemment rattacher la faculté si curieuse de s'hypertrophier que possèdent les cellules de la couche génératrice, puis celles situées au-dessous. L'hypertrophie due à la décompression qui suit chaque rupture est forte chez quelques plantes, mais elle se réduit d'ordinaire, du moins pour les jeunes lenticelles, à une faible augmentation de taille avec arrondissement et amincissement des parois. Cette transformation de la couche génératrice est souvent définitive, de sorte que la prolifération change de niveau à la suite de chaque rupture brusque de l'épiderme puis des

couches de liège. C'est à la prolifération continuelle que sont dues les ruptures brusques ou graduelles que subissent les fermetures subéreuses.

Cicatrisation. — Nous renfermons sous ce terme de cicatrisation l'établissement d'une couche subérifiée en travers de la lenticelle. La subérification de cette couche paraît en effet répondre toujours à une action du milieu extérieur à la suite d'une rupture. Elle peut être partielle ou totale, c'est-à-dire ne briser que la fermeture la plus externe, épiderme ou couche subéreuse, ou bien briser toutes les fermetures. Dans le premier cas la subérification porte sur de jeunes cellules formées en direction centripète par la couche génératrice à la façon du liège. Dans le second la subérification porte sur des cellules adultes plus profondément situées, corticales ou phellodermiques.

Les cellules comblantes que l'on trouve dans la jeune lenticelle sont rejetées par la lame subéreuse qui se forme au-dessous d'elles. Tantôt elles représentent de jeunes cellules issues de la couche génératrice par cloisonnement centrifuge, tantôt des cellules adultes, appartenant au phelloderme ou à l'écorce, rejetées au dehors par l'apparition profonde d'une nouvelle couche génératrice. Souvent une même lenticelle contient des cellules comblantes ayant cette double origine, sans que rien du reste ne permette de les distinguer.

C'est grâce au double jeu de la prolifération et de la cicatrisation que les lenticelles prennent bientôt la structure qu'elles conservent et reproduisent indéfiniment dans la suite. Ces deux genres de phénomènes résument donc toute l'histoire de la lenticelle, car ils se répètent jusqu'aux âges les plus avancés de la plante.

C'est ce que va nous montrer maintenant l'étude des lenticelles adultes. Nous essayerons de mieux préciser encore pour celles-ci toutes les particularités de l'évolution, ce qui sera facilité du reste par la taille plus grande qu'elles

présentent. Il est indispensable tout d'abord de distinguer les lenticelles de chaque type de structure.

III. — Évolution d'une lenticelle adulte du premier type.

1° *Processus évolutif habituel.* — Nous suivrons de préférence pour la description le Redoul (*Coriaria myrtifolia*), mais le type est général. Dans une lenticelle adulte on trouve, vers le milieu du printemps, la couche génératrice régulièrement au contact d'une lame de liège. Composée de deux à trois assises quand les cloisonnements sont actifs, elle se localise à la fin dans l'assise la plus externe, sous le liège. Elle engendre donc des cellules uniquement vers l'intérieur (Pl. I, fig. 10). Cette prolifération épaissit de plus en plus le phelloderme et soulève la dernière lame subéreuse, et avec elle toutes celles qui se trouvent en dehors avec les cellules comblantes intermédiaires. Ces lames cédant plus ou moins facilement à la poussée, la plus interne n'oppose aucune résistance, car elle est le plus souvent concave et la poussée tend à la rendre plane, puis convexe. La plus externe au contraire est fortement tiraillée. Elle finit par se rompre (1), ce qui diminue brusquement la pression dans les tissus sous-jacents.

Cette subite dépression occasionne un accroissement rapide et souvent considérable des cellules de la couche génératrice, c'est-à-dire une véritable hypertrophie semblable à celle signalée plus haut (p. 98). Chacune d'elles s'arrondit, puis continue à grandir rapidement sans se cloisonner, devenant beaucoup plus haute que large. L'hypertrophie gagne de proche en proche dans le phelloderme dont la partie externe, énormément gonflée, n'est plus formée que de cellules géantes et méconnaissables. L'ensemble des fermetures est ainsi soulevé à peu près

(1) Voy. plus loin la cause de la rupture : Gonflement subit du phelloderme, surtout dans sa région génératrice.

jusqu'à la convexité primitive, ou probablement un peu moins (car la turgescence a baissé), c'est-à-dire que la lame subéreuse la plus extérieure prend la situation et la forme de celle qui vient d'éclater. L'hypertrophie est alors mécaniquement (1) arrêtée, et l'on voit apparaître des cloisons dans l'assise de phelloderme non hypertrophiée qui se trouve à la limite. C'est une nouvelle couche génératrice qui naît ainsi et qui remplace l'ancienne disparue dans l'hypertrophie. Les cellules hypertrophiées qui la surmontent deviennent les cellules comblantes dont l'origine est, on le voit encore, bien différente de ce qu'on croyait jusqu'à présent. Loin d'être de jeunes cellules issues d'un cloisonnement centripète très rapide, ce sont des cellules qui se sont hypertrophiées ; les unes, encore jeunes, représentent la couche génératrice, les autres adultes représentent du phelloderme.

Quant à la couche génératrice que l'on trouve au-dessous d'elles, c'est une couche *nouvelle*, formée bien au-dessous de la précédente, dans le phelloderme non transformé.

A peine apparue et n'ayant encore subi qu'un seul cloisonnement, elle produit une nouvelle lame subéreuse qui remplace intérieurement la lame subéreuse qui vient d'éclater au dehors. Des deux séries de cellules formées, l'externe se subérise très vite. Cette subérification hâtive ne s'effectue pourtant pas simultanément, elle commence çà et là dans quelques cellules isolées de l'assise, puis elle s'étend rapidement à toutes les autres, de sorte que l'on a momentanément une lame subéreuse discontinue (*Coriaria myrtifolia*, *Diervilla grandiflora*, *Cerasus Padus*, *C. avium*, *C. Lauro-Cerasus*, *Ficus elastica*, *Ligustrum vulgare*, *Corylus Avellana*). Mais dans chaque cellule le dépôt de subérine paraît très rapide et forme de suite une lame interne assez épaisse (fig. 27, Pl. IV).

Les cellules ainsi subérifiées sont aplaties au moins par

(1) Elle est arrêtée aussi par l'augmentation de la transpiration qui suit toujours une rupture même seulement partielle.

leur face profonde, d'origine récente, et en outre elles sont intimement unies latéralement à la manière des cellules de l'endoderme, ne laissant entre elles aucun méat ou des méats difficilement visibles (p. 72). Souvent il ne se produit aucune autre cellule subérifiée ; ou bien la lame subéreuse est renforcée et comprend à la fin deux, trois, rarement jusqu'à six à huit assises de cellules *formées par un cloisonnement centripète*. Ce sont donc des assises de vrai liège.

Quelques cellules peuvent aussi au début se subérifier sans se cloisonner (fig. 27, Pl. IV, *sub.*, fig. 30, Pl. V).

Mais au-dessous d'elles s'établit le vrai liège produit par cloisonnement centripète.

Au bout de peu de temps il ne se produit plus aucune subérification, et les cloisonnements qui s'effectuent dès lors contribuent simplement à épaissir le phelloderme que l'hypertrophie avait diminué. Ces cloisonnements se produisent bien sous le liège, mais dans *plusieurs assises superposées*, le plus souvent dans deux, quelquefois trois ou plus. C'est une prolifération générale rappelant la prolifération primitive qui a donné naissance à la lenticelle. Cette prolifération peut du reste se localiser dans une seule cellule, au contact du liège, et alors on voit nettement que *les cloisonnements y sont centrifuges, engendrant uniquement du phelloderme* (Voy. fig. 31, Pl. V).

Nous sommes ainsi revenus au point de départ. La lenticelle a subi un cycle évolutif complet; d'abord prolifération, gonflement, rupture et hypertrophie ; puis nouvelle couche génératrice plus profonde, régénérant d'abord une nouvelle fermeture, ensuite de nouveau phelloderme, par une prolifération analogue à celle qui existait au début.

Cette évolution est, on le voit, identique à celle des lenticelles jeunes. Elle se répète plusieurs fois dans l'année, comme on peut s'en assurer en comptant les couches de liège. Elle est surtout forte la première année. Elle existe

pour toutes les lenticelles du premier type, mais elle subit des variations intéressantes avec la saison.

2° *Variations en rapport avec la saison.* — Au moment de la chute des feuilles, il se produit une dernière prolifération, à la suite de laquelle une fermeture s'établit pour l'hiver par cloisonnements uniquement centripètes. Cette fermeture est peu différente des autres, ordinairement un peu plus épaisse (Stahl, **15**, Klebahn, **31**) (Voy. p. 73).

Au printemps l'activité reparaît dans chaque lenticelle au moment où les premières feuilles s'épanouissent (Klebahn, Zahlbrüchner, **32**) et où le cambium reprend son activité.

Le premier réveil se manifeste par un gonflement de l'assise vivante située au contact du liège. Ce gonflement soulève la fermeture. Il se propage dans les cellules sous-jacentes, sans aucun cloisonnement quand il est rapide, avec cloisonnement quand il est faible et que les fermetures tendent à se rompre, ou sur les bords de la lenticelle (*Coriaria*). Sur une même branche on trouve côte à côte des lenticelles inégalement avancées dans cette évolution, les unes encore en repos, les autres commençant à se gonfler un peu, d'autres avec un gonflement très épais et quelques-unes ayant déjà déterminé une rupture et fait une première lame de liège (*Gleditschia*, 2 mai). Ce gonflement sans cloisonnement doit aussi causer la rupture dans le courant de l'année. Mais il est moins facile de s'en assurer.

a. *Rupture totale.* — La pression produite par le puissant gonflement intérieur de la lenticelle aux premiers jours du printemps est souvent si grande que toutes les lames de liège, y compris la plus interne, sont rompues. Dans ce cas l'évolution de la lenticelle subit des variations plus considérables, chaque phase est en quelque sorte exagérée. Aussi l'examen de ces lenticelles est-il fort instructif (Voy. fig. 28 et 29, Pl. V).

L'hypertrophie qui succède tout d'abord à la rupture

totale s'étend à une masse considérable du phelloderme, de sorte que celui-ci est souvent très aminci.

Le phelloderme peut même s'hypertrophier en totalité et l'on voit sortir des lèvres écartées de la lenticelle une masse blanche fougueuse. Mais le contact de l'air libre arrête brusquement l'hypertrophie, et une fermeture hâtive et épaisse s'établit au fond, aux dépens du phelloderme s'il n'est pas hypertrophié en totalité, *aux dépens de l'écorce* dans le cas contraire. *Cette fermeture s'établit par simple subérification des cellules*, sans cloisonnements (*sub.*, fig. 29, Pl. V). Quelquefois pourtant on voit des cellules cloisonnées quoique tout entières subérifiées : le cloisonnement a évidemment précédé la subérification. L'aspect de ces fermetures spéciales est fort différent de celui des lames subéreuses normales, en particulier par l'existence de grands méats entre les cellules. Elles ressemblent plutôt à celles que nous avons décrites chez le Sureau (p. 97). Du reste, il s'établit ensuite au-dessous, souvent tardivement et en commençant par la périphérie, une lame de vrai liège produite par cloisonnement et réduite à une assise. C'est au-dessous de ce liège que se reconstitue le phelloderme par des cloisonnements actifs : localisés en une assise et centrifuges, ou simultanés à plusieurs niveaux.

b. *Inclusions de parenchyme sous-lenticellaire.* — Quand tout le phelloderme s'est hypertrophié, il ne reste plus dans la lenticelle elle-même aucune cellule capable de la régénérer. Elle se trouve largement ouverte. La fermeture par subérification se produit alors aux dépens du parenchyme non sérié sous-lenticellaire, lequel, le plus souvent, n'a pas subi l'hypertrophie.

C'est plus tard, au-dessous de cette fermeture si spéciale, *qu'une lenticelle nouvelle naît de toutes pièces aux dépens du parenchyme profond*. Les cellules situées sous la couche subérifiée s'y cloisonnent activement dans le sens tangentiel, régénérant un phelloderme qui acquiert bientôt l'épaisseur et les caractères du phelloderme primitif, en soulevant

la fermeture. Mais celle-ci reste, sous forme d'inclusion de parenchyme, subérifié en tout ou en partie, et témoigne par sa présence même de l'énorme déplacement qu'a subi la région génératrice de la lenticelle (tige ou rameaux de *Fraxinus excelsior, Ilex Aquifolium*, *Populus pyramidalis*, *Juglans regia*, *Quercus Ilex*, *Hedera Helix*, *Coriaria myrtifolia*, racines d'*Alnus glutinosa*, de *Prunus spinosa*). C'est l'examen attentif de ces cas excessifs qui m'a permis d'affirmer tout d'abord avec certitude que la couche de rajeunissement n'avait pas la fixité qu'on lui attribue d'ordinaire. (Pour les détails sur la phase d'ouverture, voyez à la *Physiologie*, p. 144.)

On remarquera que, même dans le cas de rupture totale des fermetures, le type évolutif est respecté, il comprend les phases indiquées : gonflement, rupture, hypertrophie, fermeture profonde et recloisonnements au-dessous. Ce type peut pourtant, chez certaines lenticelles, subir des variations que nous allons indiquer.

3° *Autres variations du développement des lenticelles du premier type.* — Ces variations portent toutes sur le sort et sur l'origine des cellules comblantes.

a. *Modifications chimiques des parois des cellules comblantes.* — Les cellules se lignifient souvent durant leur formation ou après l'apparition du liège au-dessous d'elles (*Pinus maritima*, *Abies pectinata*, *Gleditschia Triacanthos*, *Cedrus Libani* et *C. Deodara*).

En outre, elles peuvent se subérifier. C'est-à-dire que certaines cellules profondes, situées au contact de l'assise où apparaissent les cloisonnements, prennent une lame interne de subérine (*Cerasus* divers, *Ptelea trifoliata*, *P. mollis*, *Coriaria myrtifolia*, *Acer Negundo*, *Castanea vulgaris*, *Glycirrhiza glabra*, *Ilex Aquifolium*, *Malus communis*, *Tilia silvestris*). Cette modification atteint parfois d'une manière régulière une ou deux assises, de sorte que la couche de vrai liège s'établit sous une couche de cellules comblantes subé-

rifiées formant une première fermeture. De là les structures indiquées page 70.

La subérification peut enfin atteindre la totalité ou la presque totalité des cellules comblantes, mais alors ces cellules ne sont en général que peu ou pas hypertrophiées (*Quercus pedunculata*, *Forsythia Fortunei*, *Evonymus europæus*, *Ilex Aquifolium*, *Malus communis*, *Sorbus aucuparia*, *Cydonia vulgaris*, *Ficus carica*, *Rhus Cotinus*, etc.) ; ceci nous amène à considérer l'absence d'hypertrophie.

b. *Absence d'hypertrophie.* — Les cellules comblantes des lenticelles souterraines sont le plus souvent tout à fait semblables au phelloderme. Ordinairement un peu plus arrondies, séparées par de plus grands méats, elles sont rarement représentées par les hautes cellules hypertrophiées si fréquentes sur la tige. J'ai pourtant observé de ces hautes cellules comblantes chez quelques lenticelles souterraines (*Cerasus*).

Ces cellules comblantes peu ou point hypertrophiées se retrouvent du reste çà et là dans la tige, comme nous venons de le dire, soit d'une manière habituelle chez quelques plantes (*Quercus*, *Corylus*), soit chez toutes d'une manière accidentelle. Il y a donc des degrés variables d'hypertrophie, et cette curieuse transformation fait habituellement défaut ou est très faible dans un grand nombre de lenticelles.

c. — Ce fait nous amène à considérer la *production possible de cellules comblantes non subérifiées par une sorte de cloisonnement centripète* (Voy. p. 108). Supposons que le déplacement de la couche génératrice vers l'intérieur soit provoqué par une hypertrophie très faible, n'atteignant que l'assise la plus externe des cellules de cette région. Dans ce cas la subérification ne frappe pas nécessairement les cellules qui se cloisonnent encore au-dessous. L'hypertrophie faible peut donc gagner très lentement vers l'intérieur en ne frappant toujours que la région externe de la couche génératrice. Celle-ci se renouvelle à mesure, et fournit à

elle seule toutes les cellules qui s'hypertrophient faiblement. C'est seulement quand une rupture se produit dans une lame de liège que le contre-coup s'en fait ressentir par un déplacement réel de la couche génératrice; mais alors il est aussitôt suivi de la production d'une lame de liège, comme c'est la règle habituelle.

Ce cas intéressant paraît moins souvent réalisé, dans les lenticelles adultes, que nous ne l'avons vu chez les jeunes lenticelles (p. 108). Je l'ai pourtant rencontré dans les lenticelles les plus caractérisées du premier type (*Coriaria myrtifolia*, *Ficus Carica*).

Mais ce n'est ni à la nature de la plante, ni à l'âge de la lenticelle, que cette modification singulière de l'évolution est due, c'est à l'action du milieu. Je ne l'ai en effet rencontrée avec certitude, à l'état adulte, que chez des lenticelles souterraines, ou dans des conditions de grande humidité. Son existence dans ces cas m'empêche toutefois de nier absolument qu'il existe dans les lenticelles aériennes peut-être plus souvent que je n'ai pu le voir. Il est possible que, selon l'idée classique, des cellules non subérifiées soient souvent produites par la couche génératrice, en alternance avec des cellules subérifiées(1). Mais ces cellules comblantes ne seraient en tous cas produites *qu'en partie* de cette manière. Une autre partie proviendrait des inclusions déterminées par les déplacements centripètes de la région génératrice. Ces déplacements sont démontrés dans un si grand nombre de cas qu'il faut admettre l'instabilité de la région génératrice comme un fait général.

La production possible de cellules non subérifiées, par une sorte de cloisonnement centripète, nous amène d'autre part directement au cas des lenticelles du deuxième type, et à celui des lenticelles aquatiques. Étudions d'abord le premier.

(1) La phase de gonflement, signalée page 114, et qui marque la réapparition de l'activité génératrice au printemps, correspond peut-être à un cloisonnement centripète semblable, *ou en est accompagnée.*

IV. — Évolution d'une lenticelle adulte du deuxième type.

1° *Cas où il se produit des ruptures brusques.* — Quand elles sont closes par plusieurs couches de fermeture, ce qui est assez fréquent (*Ligustrum*, *Corylus*, *Sambucus*), ou par une seule qui se rompt complètement, l'évolution de la lenticelle est semblable à celle du premier type.

Ainsi dans *Ligustrum vulgare* on voit au printemps un gonflement se produire dans les cellules non subérifiées, le plus souvent à partir de l'extérieur, puis de proche en proche vers l'intérieur. Ce gonflement est ou n'est pas accompagné de cloisonnements. Il provoque la rupture de la fermeture externe, ce qui, par contre-coup, détermine une hypertrophie souvent forte des cellules gonflées. Cette hypertrophie peut s'étendre à d'autres couches du phelloderme. Mais vers l'intérieur elle est faible et accompagnée de cloisonnements dans deux ou trois assises qui persistent alors comme couche génératrice.

L'assise externe de cette couche génératrice ne tarde pas à produire vers l'extérieur des cellules subérifiées et par reconstituer une fermeture qui devient ici épaisse.

La série des phénomènes est donc identique à celle que présente une lenticelle du premier type. Elle est du reste accompagnée des mêmes variations : hypertrophie faible ou nulle de chaque cellule pour les lenticelles souterraines; hypertrophie générale ou presque générale du phelloderme en cas de rupture totale, avec établissement d'une fermeture hâtive et provisoire par subérification d'une couche de phelloderme ou d'écorce, etc., etc.

Mais, d'autre part, il est fréquent de rencontrer des lenticelles du second type dans lesquelles les ruptures brusques ne se produisent pas, ou seulement au printemps (*Salix*, *Aralia*). Dans ces lenticelles il n'existe d'ordinaire qu'une seule fermeture très épaisse. L'évolution ne s'y produit pas moins, mais elle est beaucoup plus uniforme.

2° *Évolution sans rupture complète de la fermeture.* — La couche génératrice, examinée en pleine activité, comprend une à trois assises de cellules. Elle donne des cellules à la fois vers l'intérieur et vers l'extérieur. Les premières ne font que grandir en s'arrondissant et renforcent le phelloderme. Quant aux cellules détachées vers l'extérieur, elles finissent par se subérifier. Mais, *à l'inverse de ce qu'on trouve dans le premier type, la subérification y est tardive, de sorte que ces cellules ont le temps de s'arrondir avant de prendre un dépôt interne de subérine.* C'est pour cela que les cellules subérifiées du second type sont séparées par de larges méats. Dans le sol, ou à son voisinage, la subérification est si tardive que l'on trouve fréquemment plusieurs assises de jeunes cellules non subérifiées au-dessus de la couche génératrice (*Salix*, fig. 33, Pl. V ; *Aralia*, fig. 2, Pl. I).

Du reste, même après leur subérification, ces cellules restent longtemps vivantes, et leurs parois s'épaississent souvent beaucoup (*Salix*, *Ampelopsis*, *Ligustrum*).

L'épaississement est un épaississement tertiaire de cellulose qui s'imprègne fortement de lignine. Les parois se trouvent donc renforcées et la cohérence générale de la fermeture en est augmentée.

Par suite de cette double prolifération qui s'effectue ainsi dans la lenticelle, l'épaisse fermeture subéreuse est progressivement repoussée au dehors, les parties externes devenant convexes sont tiraillées latéralement et se déchirent suivant le sillon qui sépare les deux lèvres, toutes les fois du moins que ce sillon existe ou, sinon, d'une manière irrégulière (*Pinus*, *Salix*). Ici la déchirure est lente et progressive, parce qu'elle s'effectue à travers une masse cohérente et homogène, et non pas sur des lames minces séparées par un tissu sans cohésion. Il est vraisemblable qu'à mesure qu'une assise subéreuse est fendue au dehors, une nouvelle assise subéreuse apparaît au dedans. De telle sorte que la fermeture garde son épaisseur à peu près constante, toute rupture externe étant suivie d'une fermeture

interne. Le phénomène paraît se poursuivre avec une grande régularité chez l'*Aralia* quand les conditions sont bien constantes, et c'est alors que toutes les cellules subérifiées s'y ressemblent (p. 62). Mais il arrive fréquemment que la subérification gagne vers l'intérieur non pas d'une assise seulement, mais de deux, ou même de plusieurs. Comme elle atteint alors des cellules en train de se cloisonner, on trouve dans les couches subérifiées des cellules associées par paires, encore incomplètement arrondies (fig. 32 et 33, Pl. VI). C'est l'indice évident que l'assise qui produisait les cellules subérifiées par cloisonnement centripète (assise analogue au *phellogène*) a été englobée dans la subérification; son rôle passe alors nécessairement à l'assise suivante. La subérification peut ainsi gagner d'un coup plusieurs assises, englober la totalité de la couche génératrice, et alors les cloisonnements apparaissent dans le phelloderme sous-jacent. Ce phénomène se produit plutôt au printemps, dans certaines lenticelles, où la rupture n'est pas totale.

On trouve ces lenticelles mélangées avec d'autres dans lesquelles une rupture complète se produit avec déplacement profond de la région génératrice. Nous avons donc tous les intermédiaires, depuis le simple cloisonnement centripète d'une assise externe de la couche génératrice jusqu'aux grands déplacements centripètes de cette couche génératrice tout entière. Les cloisonnements ont, dans les deux cas, une marche centripète, mais les degrés sont d'une seule assise ou de plusieurs. Et la subérification marche aussi dans le même sens.

L'évolution générale n'est donc pas changée, elle reste qualitativement la même dans les deux types de structure, dans tous les cas.

La différence essentielle est dans la grandeur des déplacements centripètes de la couche génératrice et de la subérification. Ordinairement considérables mais peu fréquents, dans les lenticelles du premier type, et assez souvent aussi

dans les lenticelles du deuxième type, ils sont plus habituellement petits et fréquents dans ce dernier cas, se réduisant souvent à une seule assise ; *ils coïncident alors avec un cloisonnement et une subérification centripète.* Nous avons vu (p. 117) que le même fait peut exister même dans le premier type, du moins pour le cloisonnement centripète. La seule différence consiste alors dans la subérification des cellules produites. Il est vraiment intéressant de voir comment deux évolutions, si profondément distinctes au premier abord, sont en réalité du même ordre.

3° *Production de cellules non subérifiées par cloisonnement centripète.* — On comprend dès lors que la dernière différence, qui est relative à la subérification, puisse aussi disparaître, c'est-à-dire que la couche génératrice puisse produire parfois vers l'extérieur des cellules qui s'arrondissent mais ne se subérifient pas.

Ce fait se produit sous le sol, ou dans des conditions de grande humidité, exactement dans les mêmes conditions par conséquent que pour le cas semblable des lenticelles du premier type (p. 118). Nous n'en recommencerons pas, du reste, la description, elle est identique. Nous observerons seulement que la couche génératrice possède toujours la même instabilité, elle peut toujours disparaître par hypertrophie de ses cellules, et une nouvelle apparaît alors plus profondément. C'est ce qui a lieu en particulier dans le Sureau où ces déplacements sont fréquents et normaux, et où l'évolution suit le processus habituel. J'ai rencontré pourtant chez cette plante un très bel exemple de cellules non subérifiées produites directement vers l'extérieur par cloisonnement de la couche génératrice. Aussi, quoique ce soit un cas exceptionnel même pour le Sureau, je l'ai dessiné. La figure 25 (Pl. IV) montre cette lenticelle, où l'on voit la production centrifuge de cellules comblantes non subérifiées. On distingue facilement la couche génératrice. Les divisions s'y opèrent simultanément dans une à trois assises

superposées, et c'est pourquoi les cloisons ne se succèdent pas dans un ordre rigoureusement centripète : c'est ce que j'ai voulu montrer en essayant de numéroter ces cloisons dans une file *a b* (fig. 26).

4° *Fermeture complète.* — Pour terminer ce qui est relatif aux lenticelles du deuxième type, nous devons considérer la production d'une fermeture complète.

Durant toute la belle saison, la couche génératrice fonctionne en épaississant à la fois le phelloderme et la fermeture subéreuse. Mais les cloisonnements se localisent peu à peu dans l'assise externe, et en automne les cellules détachées vers l'extérieur n'arrivent à s'arrondir que très peu, elles sont immédiatement saisies dans leur forme aplatie par la subérification et par l'épaississement lignifié. Les méats peuvent même manquer. Ainsi s'établit une fermeture hivernale analogue à celle des lenticelles du premier type, mais plus souvent poreuse (1). Le même fait se produit sans doute aussi dans l'année, car j'ai rencontré de ces lenticelles non poreuses au milieu de la belle saison (Voy. p. 130).

La production de ce liège de fermeture établit encore un passage entre les lenticelles du premier et celles du second type de structure.

(1) Klebahn a représenté (31, fig. 7) une coupe d'une lenticelle de *Salix*, considérée en décembre, qui montre la continuité parfaite des méats jusqu'au phelloderme. J'ai représenté (fig. 5, Pl. I) la coupe d'une lenticelle d'un *Salix*, recueillie à la fin d'octobre, et qui montre, au contraire, une interruption évidente des méats à un certain niveau. La fermeture était donc ici complète. Toutes les lenticelles étudiées sur ce sujet étaient fermées de la même manière. Il est peut-être utile de remarquer que le phelloderme y était peu épais. La lenticelle entière semblait avoir une tendance bien nette à acquérir une structure semblable à celle du périderme qui l'entourait, en particulier par l'épaississement (lignifié) considérable de la paroi externe de l'assise subérifiée la plus interne. La portion figurée ici a été choisie au centre de la lenticelle, région où cet épaississement spécial était à peine marqué.
Les lenticelles de *Salix* peuvent donc être entièrement fermées en hiver, ou bien garder leur porosité.

V. — Lenticelles aquatiques.

Nous avons décrit la structure toute spéciale des lenticelles aquatiques. Dans ces lenticelles, il n'y a pas, normalement, de cellules subérifiées. Elles sont formées d'une masse énorme de cellules comblantes très hypertrophiées, et la couche génératrice est située (d'ordinaire du moins) (Voy. p. 141) tout au fond de la lenticelle ; aussi le phelloderme est mince ou absent. Cette couche génératrice ne fonctionne ainsi que vers l'extérieur, elle donne continuellement au dehors de nouvelles cellules comblantes par un cloisonnement centripète. Ces cellules sont donc produites à la façon des cellules qui se subérifient dans les lenticelles ordinaires du deuxième type, ou, dans les cas exceptionnels signalés, dans les deux types, si bien que nous pouvons réunir tous les cas rencontrés en disant qu'il *y a progression centripète des cloisonnements aussi bien quand les cellules produites à l'extérieur s'hypertrophient que quand elles se subérifient.*

Ces lenticelles aquatiques ont été signalées depuis longtemps, leur structure a été rapportée par Schenck (**50**) à celle de l'*aérenchyme.* Cet auteur ne cite que sept espèces de plantes (*Salix viminalis*, *Eupatorium*, *Bidens tripartita*, et quatre espèces exotiques), mais il dit qu'« à ces exemples on peut sans hésitation rattacher beaucoup d'autres espèces se comportant de même » (p. 568). J'ai, en effet, rencontré cette forme de lenticelles dans bien des plantes, mais surtout j'ai pu l'obtenir artificiellement sur un nombre bien plus considérable, avec tous les passages à la production généralisée d'un aérenchyme normal (Voy. plus loin, p. 202). Donc :

Toutes les fois que les cellules comblantes sont produites par un cloisonnement centripète, on peut identifier le tissu qu'elles constituent avec l'aérenchyme de Schenck.

Dans la figure 25 (Pl. IV), de Sureau, on voit côte à côte l'aérenchyme et le liège produits au même niveau.

Il est vrai que nous sommes alors obligés de considérer

ces cellules encore comme de l'aérenchyme même dans le cas où elles se subérifient, comme ceci a lieu normalement dans les lenticelles du second type. Cette assimilation est permise à la condition de définir l'aérenchyme seulement par son mode de production et par sa structure méatifère. Nous y reviendrons plus loin (p. 202).

Remarque. — On voit, d'après ce qui précède, que les cellules comblantes non subérifiées peuvent avoir deux origines très éloignées. Le plus souvent ce sont des cellules de phelloderme, produites en direction centrifuge par une couche génératrice disparue, rejetées, comme dans le rhytidome, par un nouveau périderme, et plus on moins transformées. Mais parfois ce sont des cellules jeunes, produites en direction centripète par une couche génératrice en état d'activité et très analogues à l'aérenchyme de Schenck. Dans une même espèce et jusque dans une même lenticelle les deux sortes de cellules comblantes peuvent coexister. Il est donc impossible de distinguer ces cellules par leur origine, et d'autre part il convient évidemment de les réunir par une même dénomination à cause de leur forme arrondie et du rôle qu'elles jouent dans la lenticelle. C'est pour cela que j'ai conservé le nom de cellules comblantes. Et la définition que j'en ai donnée page 69 y fait entrer les cellules subérifiées des lenticelles du second type comme celles du premier.

Résumé général de l'évolution.

L'évolution que nous avons décrite dans ses diverses modifications est générale, et commence dès la naissance de la lenticelle. Elle s'applique aux lenticelles aériennes comme aux lenticelles souterraines, aux lenticelles primaires comme aux secondaires. Elle présente, il est vrai, des particularités spéciales en rapport avec l'âge, la saison, le milieu, la nature de la plante ou de l'organe, mais ces particularités n'altèrent pas ce qui est caractéristique, c'est-à-dire la prolifération et la cicatrisation.

Nous résumerons ici les deux principaux aspects de l'évolution.

Premier type.—La couche génératrice n'est pas constante. Après avoir fonctionné pendant quelque temps, ayant produit d'abord une mince lame de liège à l'extérieur, puis une couche épaisse de phelloderme à l'intérieur, elle s'arrête. Une nouvelle assise génératrice naît aussitôt ou plus tard dans la profondeur du phelloderme. Ce déplacement centripète de la région génératrice est dû à la rupture d'une des lames de liège formant fermeture et à l'hypertrophie qui suit la rupture. Cette hypertrophie frappe en effet tout d'abord les cellules de la couche génératrice, puis elle gagne de proche en proche dans le phelloderme. Le niveau auquel elle s'arrête est celui où s'établit la couche génératrice nouvelle.

Les cellules hypertrophiées que l'on trouve entre les lames de liège, deviennent les cellules comblantes. Ces cellules ne sont donc pas des produits d'un cloisonnement centripète. Ce sont des inclusions analogues à celles du rhytidome, déterminées par le déplacement centripète de la région génératrice.

Pourtant il peut arriver accidentellement que le déplacement de la région génératrice vers l'intérieur soit lent et progressif, surtout quand l'hypertrophie est faible et, se réduisant à un arrondissement des cellules, ne frappe que la région externe de la couche génératrice ; celle-ci peut alors se refaire à mesure, elle contribue seule à fournir les cellules comblantes par une sorte de cloisonnement centripète. Tous les intermédiaires existent entre ce cas et celui des grands déplacements. Ce cas d'autre part mène directement au deuxième type de structure et aux lenticelles aquatiques.

Deuxième type. — La couche génératrice est beaucoup plus constante quoique encore capable de subir de forts déplacements soit au printemps, soit à d'autres époques, s'il y a plusieurs couches de liège intactes formant fermeture. Dans

tous les cas, cette couche génératrice produit normalement à l'extérieur un liège poreux souvent épais, à l'intérieur un phelloderme également épais. La porosité de ce liège est due à un arrondissement des jeunes cellules avant leur subérification. C'est un phénomène comparable à une hypertrophie faible. On peut se représenter qu'il détermine d'ordinaire une rupture externe, dont le contre-coup interne est en partie la subérification qui frappe l'assise elle-même. La série des phénomènes serait donc la même dans le deuxième type que dans le premier, mais serait représentée par des variations très petites et très fréquentes, au lieu de variations considérables et rares. Les cellules subéreuses y seraient non du vrai liège, mais plutôt des cellules comblantes.

Tous les intermédiaires ont été trouvés, dans plusieurs espèces de ce deuxième type, entre ces déplacements centripètes de la couche génératrice, très faibles d'une part et coïncidant avec un cloisonnement centripète, très grands d'autre part et coïncidant avec un grand déplacement centripète ou plutôt avec la naissance en direction centripète d'une nouvelle couche génératrice. Ce dernier cas se produit surtout au printemps, pour les deux types, avec rupture totale et hypertrophie si considérable du phelloderme que les nouveaux cloisonnements s'établissent souvent dans le parenchyme sous-lenticellaire, ou au moins dans le phelloderme profond.

Dans le deuxième type comme dans le premier, on peut trouver la production de cellules comblantes non subérifiées par simple cloisonnement centripète, soit accidentellement pour les lenticelles aériennes ou souterraines, soit habituellement pour les lenticelles aquatiques.

Conclusion. — On voit que la lenticelle est un organe en voie de développement continuel, et que ce développement suit une évolution cyclique qui se répète indéfiniment. Il peut y avoir des temps d'arrêt ou de ralentissement, suivant la saison, et au contraire des moments où tous les phéno-

mènes sont exagérés, mais le type évolutif reste semblable à lui-même : il subit des variations quantitatives seulement. Cette évolution résulte du conflit continuel des phénomènes que nous avons distingués : la prolifération qui tend sans cesse à augmenter la masse des cellules vivantes de la lenticelle, et la cicatrisation qui tend à la diminuer sans cesse. La structure et les dimensions de la lenticelle dépendent à chaque instant de l'équilibre de ces actions contraires.

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

Comme nous l'avons dit au début de ce Mémoire, tous les auteurs qui ont étudié les lenticelles ont été particulièrement préoccupés du rôle que ces formations remplissent dans la plante. Depuis Dupetit-Thouars, et à la suite des nombreuses expériences faites par divers auteurs dans le but d'étudier la porosité des lenticelles, on les considère comme des *pores corticaux*, et l'on admet qu'ils ont pour but d'assurer l'aération de la tige et de la racine. Pour tout le monde aujourd'hui la physiologie des lenticelles se réduit à l'étude du rôle qu'elles remplissent, grâce à leur porosité, en assurant la transpiration et l'aération de l'organe. Mais après les détails que nous avons donnés sur l'évolution continuelle de la lenticelle, et sur les phases curieuses de cette évolution, nous devons penser qu'il existe une physiologie tout autre, et vraiment propre à la lenticelle. C'est cette physiologie que je voudrais surtout étudier ici. Je me bornerai à donner tout d'abord quelques indications préalables sur la porosité lenticellaire, mais sans insister, car je réserve pour un autre mémoire l'étude de l'aération générale de la plante par les lenticelles.

CHAPITRE V

POROSITÉ LENTICELLAIRE

I. — Grandeur de la porosité lenticellaire.

1° *Historique.* — Par des essais à l'air comprimé, Stahl (**15**, p. 114) avait cru établir que les lenticelles sont toujours ouvertes en été, toujours closes en hiver ; il en concluait que les couches de liège apparues durant la belle saison étaient poreuses, celles formées au début de l'hiver ne l'étant pas. Il les distinguait donc par deux noms différents, *raies intermédiaires* et *couches de fermeture*. Cette distinction absolue ne ressort pourtant pas nettement de ses expériences, car les plantes essayées en hiver (*Ginkgo*, *Lonicera*, *Sambucus*, *Tilia*, *Cratægus*), donnaient toutes des bulles, même en hiver, quoique moins facilement qu'en été. Stahl attribue ce passage à la diffusion. Mais Wiesner (**22**) prouva en 1879 que les lenticelles du *Sambucus* étaient vraiment ouvertes en hiver, et en 1884, A. Zahlbruckner (**32**) et Klebahn (**31**) étendirent, chacun séparément, ce fait à un grand nombre de plantes. Klebahn proposa dès lors de remplacer les mots *couches de fermeture* et de *raies intermédiaires* par celui de *liège poreux*. C'était tomber dans un excès contraire à celui de Stahl, car, s'il est vrai que souvent la fermeture est incomplète en hiver, elle subsiste pourtant à l'état partiel comme le dit Zahlbruckner.

2° *Fermeture complète des lenticelles.* — Mes propres recherches sur la porosité des lenticelles m'ont permis de reconnaître tout d'abord que si l'on rencontre des lenticelles encore poreuses en hiver, elles ne le sont pas toutes, comme l'affirme Klebahn. On en rencontre qui ne laissent pas sortir la moindre bulle d'air. Bien plus, cette absence de porosité peut se rencontrer en dehors de l'hiver, de sorte

qu'une fermeture complète peut exister très souvent non seulement en hiver, mais à toute époque de l'année. A côté de lenticelles ouvertes, donnant des bulles en plus ou moins grande abondance, on en rencontre de fermées, ne donnant absolument aucune bulle, même pour de fortes pressions. Ces lenticelles closes étaient souvent les plus nombreuses (*Quercus sessiliflora*, *Cratægus Oxyacantha*, *Spartium junceum*, *Alnus glutinosa*) ; quelquefois même aucune lenticelle ne donnait la moindre bulle d'air (*Picea excelsa*, *Populus alba*), du moins chez certains individus. J'ai souvent employé des pressions dépassant une atmosphère, je les ai même poussées au delà de trois atmosphères, sans voir sortir aucune bulle. Pour m'assurer que l'air arrivait réellement jusqu'aux méats de la lenticelle, j'ai enlevé de minces couches externes avec un rasoir. Dans certains cas, peu fréquents, rien ne sortait alors, même pour des blessures profondes ; ces cas sont à mettre de côté. Mais le plus souvent un filet de bulles s'échappait de la lenticelle dès que la couche subéreuse était enlevée. Cette couche était donc le seul obstacle, elle constituait une *fermeture hermétique*. Quand du reste on répète la même opération sur une lenticelle poreuse quelconque, on sait (Stahl, **15**; Haberlandt, **18**) qu'il en sort toujours des bulles plus nombreuses. Dans tous les cas, les couches externes de la lenticelle sont donc beaucoup moins poreuses que les couches internes, elles méritent réellement le nom de couches de fermeture.

3° *Divers degrés de fermeture.* — Depuis l'absence complète de toute porosité, jusqu'à une porosité relativement forte, les couches subérifiées de la lenticelle présentent des degrés très différents de fermeture. Nous venons de voir que ces degrés varient d'une manière individuelle, sur un même organe : on trouve à côté d'une lenticelle ouverte une lenticelle close. Mais ils varient aussi avec la situation. Quand les lenticelles sont plus nombreuses et plus développées en un endroit, elles y sont aussi plus poreuses. J'ai trouvé

parfois de fortes différences en faveur de plages situées au-dessous des nœuds (*Æsculus*), à la face inférieure des branches obliques (*Quercus sessiliflora*, *Q. occidentalis*, *Æsculus Hippocastanum*, *Robinia Pseudacacia*) ou sur le côté le plus développé d'une branche verticale dissymétrique (*Æsculus*).

Indépendamment de cette influence due à la lenticelle ou à sa situation, la fermeture dépend aussi de la saison. A cet égard les résultats de mes recherches confirment ceux de Stahl, et sont contraires à ceux de Klebahn : *La lenticelle est plus fermée en hiver qu'en été, et surtout qu'au printemps.*

Il existe aussi une influence du milieu, et d'autres dépendant de la nature de la plante. J'ai fait peu d'essais sur les plantes herbacées : en général, chez ces plantes les lenticelles très développés et d'apparence ouverte sont seules poreuses (*Medicago sativa*, *Melilotus alba*), tandis que les lenticelles peu développées sont également peu ou point ouvertes.

Les essais de porosité confirment donc l'examen histologique. *La lenticelle est toujours plus ou moins fermée vers l'extérieur par une ou plusieurs couches de cellules subérifiées à méats très petits ou sans méats communiquant entre eux.* Il arrive même que des lenticelles, bien caractérisées par leur origine, par leur structure et par leur évolution, ne s'ouvrent jamais au dehors, c'est-à-dire restent toujours sans porosité externe. Elles n'en sont pas moins des lenticelles. Il nous est donc impossible d'admettre avec Stahl et surtout Klebahn le terme de *pores corticaux*, dû à Dupetit-Thouars, comme synonyme de celui de lenticelles. Et nous repoussons aussi par là diverses définitions dérivées de la même idée.

II. — Transpiration par les lenticelles.

Il est important de noter ici, pour ce qui va suivre, qu'une portion importante de la transpiration générale des tiges s'effectue par les lenticelles. Les recherches d'Haberlandt (18)

et de Klebahn (31) sont démonstratives à ce sujet. Il est certain aussi que le degré d'ouverture ou de fermeture de la lenticelle doit influer d'une manière considérable sur l'intensité de la transpiration qui s'opère au travers ; mais à cet égard les mesures des auteurs sont insuffisantes, car ils n'avaient pas pris la précaution de déterminer tout d'abord avec exactitude le degré de porosité. J'ai commencé cette recherche pour une autre publication, et les variations de la transpiration sont bien dans le sens prévu, c'est-à-dire que la transpiration est d'autant plus intense que la lenticelle est plus ouverte.

Je crois inutile de détailler davantage ces faits, car je n'ai pour but ici que d'étudier la structure et la physiologie de la lenticelle elle-même. Je prépare un autre travail sur les échanges gazeux des tiges et racines, dans lequel je traiterai du rôle de cet organe dans l'aération de la plante. Des notes préliminaires ont déjà paru (**37**, **40**, **43**).

CHAPITRE VI

INFLUENCE DES ACTIONS EXTÉRIEURES SUR LA LENTICELLE

Nous avons reconnu, au cours de cette étude, combien de causes diverses influent sur le développement et sur la structure des lenticelles. Les unes sont propres à la plante ou à l'organe, espèce, lignosité, vigueur de végétation, situation par rapport aux feuilles, par rapport aux faces dans les branches obliques, etc. Les autres sont propres au milieu dans lequel l'organe est plongé, air libre, terre, eau ; ou bien ils s'y rapportent, saison, climat.

Ces influences se répercutent sur le nombre et la grandeur des lenticelles, comme sur leur structure et sur leur évolution. Est-il possible de faire une étude méthodique de ces diverses influences, de les classer, de voir comment elles s'enchaînent, de chercher surtout si elles ne se réduisent pas, en fin de compte, à quelques actions directes

très simples ? C'est cette étude que j'ai cherché à faire, en combinant l'expérience avec l'observation des faits naturels. Il m'a paru nécessaire d'observer avant tout l'influence des actions externes et surtout celle de l'eau qui est de beaucoup la plus considérable. J'ai pu reconnaître ensuite qu'une grande partie de l'influence des causes externes ou internes se rapporte plus ou moins directement à l'action de l'eau.

I. — Influence de l'eau.

1° *Historique.* — « Si l'on place dans l'eau, dit Hugo-Mohl (**9**, p. 36), un rameau garni de lenticelles développées (de Saule, par exemple), la dessiccation des cellules nouvelles est arrêtée, et leur accroissement facilité, alors la masse subéreuse dépasse sensiblement son volume habituel, et la surface de la lenticelle se développe en une masse fongueuse blanche. » Le fait remarquable signalé ici par H. Mohl est connu depuis fort longtemps, car de Candolle en parlait plusieurs années avant Mohl (**4**, p. 9) et il a même dessiné les cellules hypertrophiées. Unger (**10**, p. 9) a aussi décrit le phénomène à peu près en même temps que Mohl, et a dessiné une de ces lenticelles

Depuis cette époque déjà lointaine, la plupart des auteurs qui ont étudié les lenticelles n'ont parlé que d'une manière tout à fait incidente de ce phénomène [Costerus (**17**, p. 396), d'Arbaumont (**20**, p. 202)]. Germain de Saint-Pierre, Trécul, Stahl, Haberlandt, Müller n'en disent pas un mot. Au contraire, le fait paraît avoir frappé de Bary, car il écrit (**65**, p. 577) : « Les cellules comblantes, surtout les plus jeunes, présentent une particularité remarquable : c'est leur *hygroscopicité*, si toutefois cette expression est permise, c'est-à-dire leur tendance à absorber l'eau et par suite à se gonfler. Par là, ajoute-t-il, se trouve expliqué le gonflement boursouflé, avec éclatement des lenticelles, qui survient par un temps humide sur un arbre vivant. On sait depuis longtemps qu'après submersion sous l'eau le tissu comblant le

plus jeune se gonfle en une masse blanche qui fait saillie au dehors,... et se résout finalement en cellules arrondies, isolées. » De Bary note en outre l'allongement radial souvent considérable de ces cellules (Sureau).

En 1884 Klebahn dit à son tour (**31**, p. 411) : « Lorsque de Bary parle de l'hygroscopicité des cellules de remplissage et du fort gonflement des lenticelles à l'humidité, on pourrait penser à un gonflement des couches anciennes et mortes. Après un séjour prolongé d'une branche dans une atmosphère très humide ou dans l'eau, on peut remarquer souvent un fort gonflement des lenticelles. Mais ceci se rapporte à des hypertrophies tout à fait anormales ou bien des cellules de remplissage (racines de *Populus alba*), ou bien du parenchyme qui se trouve sous la lenticelle (*Ampelopsis* en hiver, racines aériennes de *Philodendron*). » On voit par ces deux citations qu'une grande incertitude existe au sujet de la nature des cellules qui s'hypertrophient, cellules comblantes jeunes ou anciennes, ou bien phelloderme. Les recherches de Schenck (**50**) n'ont porté que sur des lenticelles franchement aquatiques, elles ne peuvent donc éclairer la question, non plus que les indications de H. Weisse (**39**) et de Schrenck (**52**). C'est une question presque entièrement neuve à étudier.

Cette question m'a paru très importante (**34**, **66**), car c'est par elle que nous pouvons aborder d'une manière expérimentale l'étude de la physiologie propre de la lenticelle, et comprendre comment cette physiologie propre arrive à déterminer sa structure et son rôle dans les échanges gazeux généraux de la plante.

2° *Degré de généralité du phénomène.* — Remarquons d'abord qu'il s'agit ici d'un phénomène très général. Voici un relevé de quelques plantes ligneuses sur lesquelles j'ai observé cette hypertrophie expérimentale des lenticelles. Ce relevé est très incomplet parce que je n'ai pas pris soin de noter toutes les espèces de plantes sur lesquelles j'ai expérimenté.

TABLEAU XXVI

Tiges sur lesquelles les lenticelles se sont hypertrophiées.

Ampelopsis quinquefolia.	*Gleditschia Triacanthos.*	*Prunus* divers.
Acer Negundo.	*Hedera Helix.*	*Quercus pedunculata.*
Alnus glutinosa.	*Juglans regia.*	*Ribes rubrum.*
Broussonnetia papyrifera	*Jasminum officinale.*	*Robinia Pseudacacia.*
Coriaria myrtifolia.	*Ligustrum vulgare.*	*Salix* divers.
Cydonia vulgaris.	*Marsdenia erecta.*	*Sambucus nigra.*
Diervilla grandiflora.	*Malus communis.*	*Spiræa lanceolata.*
Daphne Gnidium.	*Morus alba.*	*Syringa vulgaris.*
D. Laureola.	*Pelargonium zonale.*	*Tilia silvestris.*
Fraxinus excelsior.	*Platanus vulgaris.*	*Ulmus campestris.*
Ficus Carica.	*Persica vulgaris.*	*Weigelia rosea.*
F. elastica.	*Pirus communis.*	

TABLEAU XXVII

Racines sur lesquelles les lenticelles se sont hypertrophiées.

Aralia Sieboldii.	*Philodendron Pertusianni*	*Robinia Pseudacacia.*
Cerasus avium.	*Pandanus utilis.*	*Salix Caprea.*
Cydonia vulgaris.	*Prunus spinosa.*	*Solanum Dulcamara.*
Cratægus oxyacantha.	*Populus alba.*	*S. tuberosum* (fig. 4).
Fraxinus excelsior.	*Persica vulgaris.*	*Sambucus nigra.*
Ficus Carica.	*Quercus pedunculata.*	*Ulmus campestris.*
Ligustrum vulgare.	*Q. suber.*	

Comme on le voit, l'hypertrophie ne dépend pas de la nature de l'organe portant la lenticelle. Les lenticelles des pétioles s'hypertrophient tout aussi bien (*Tilia silvestris*).

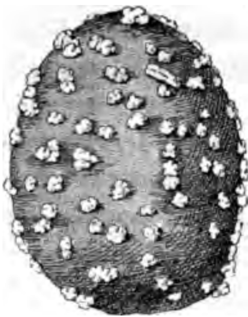


Fig. 4. — Lenticelles hypertrophiées de *Solanum tuberosum.*

Il en est de même de celles des organes tuberculeux, *Solanum tuberosum* (**34**, p. 104), *Daucus Carota*, des fruits, et enfin des plantes herbacées (tiges ou racines).

L'hypertrophie ne dépend pas non plus de l'âge, j'en ai observé de très beaux exemples sur des lenticelles très jeunes de *Sambucus nigra, Solanum tuberosum*, *Sylphium perforatum*, *Tilia silvestris*, etc.

Mais l'hypertrophie paraît dépendre de conditions spéciales, mal définies, car parfois elle ne se produit pas du tout.

TABLEAU XXVIII

Tiges sur lesquelles les lenticelles ne se sont pas hypertrophiées.

Araucaria Cunninghami.	*Cratægus Oxyacantha.*	*P. maritima.*
Abies balsamea.	*Corylus Avellana.*	*P. Pinea.*
Abies Cephalonica.	*Cupressus fastigiata.*	*Rhus Cotinus.*
Abies excelsa.	*Larix europæa.*	*R. glabra.*
Cedrus Libani.	*Myrica Gale.*	
Buxus sempervirens.	*Pinus silvestris.*	

TABLEAU XXIX

Racines dont les lenticelles ne se sont pas hypertrophiées.

Castanea vulgaris.	*Evonymus europæus.*	*Tilia silvestris.*
Cupressus fastigiata.	*Sarothamnus scoparius.*	*Æsculus Hippocastanum.*
Juglans regia.		

Les exceptions contenues dans ces deux tableaux sont-elles des exceptions réelles, c'est-à-dire les plantes qui les représentent sont-elles vraiment incapables de s'hypertrophier? La chose est peu probable. Car nous verrons que pour beaucoup de plantes où j'ai obtenu l'hypertrophie expérimentale, bien des sujets ont mis un temps considérable à la manifester. Pour plusieurs même elle ne se produisait que sur certains individus, non sur d'autres ; ceci nous révèle que l'eau externe n'est pas à elle seule le facteur de l'hypertrophie. Nous y reviendrons plus loin.

3° *Étude anatomique de l'hypertrophie.* — Plaçons dans l'eau des fragments de tige aérienne ou de racine de *Coriaria myrtifolia*, de *Prunus spinosa*, de *Ficus Carica*, ou d'*Ampelopsis Hederacea*, de *Sambucus nigra*, d'un *Salix*, de *Ligustrum vulgare*, après avoir eu la précaution de prélever quelques échantillons d'écorce pour examiner l'état des lenticelles au début de l'expérience. Nous constatons au microscope que ces lenticelles témoins ont la structure ordinaire, toutes possèdent un phelloderme épais, à cellules arrondies, un peu surbaissées; toutes possèdent aussi une fermeture subéreuse intacte qui limite la lenticelle à l'extérieur. Dans le premier type cette fermeture est formée par une ou plusieurs lames minces de vrai liège, séparées par des masses

lenticulaires de cellules comblantes. Dans le second type, la fermeture est constituée par une couche, ordinairement unique mais épaisse, de cellules arrondies et subérifiées (*Salix*), ou par plusieurs couches moins épaisses séparées par des cellules comblantes non subérifiées. La couche génératrice est située soit tout à fait au contact du liège (1er type), soit très près (2e type) ; elle comprend une à deux assises et les cloisonnements sont peu abondants, nuls si c'est en hiver. Telle est la structure de la lenticelle prise à l'état de repos, ou d'activité faible, telle qu'on la trouve le plus souvent quand on ne recherche pas spécialement les phases où se produisent de fortes modifications (Voy. *Évolution*, p. 111). C'est dans cet état que restent les lenticelles non placées dans l'eau, parce qu'elles ne subissent que des modifications lentes et faibles.

Au contraire, les lenticelles submergées manifestent au bout de peu de jours, parfois en deux jours seulement (*Sambucus*, *Salix*), des changements considérables très visibles à l'œil nu. Ces lenticelles se gonflent d'abord, et c'est cette période de gonflement préalable qui met un temps très variable à s'accomplir, depuis un jour jusqu'à plusieurs mois, ordinairement une à deux semaines. On voit ensuite une rupture se produire, en forme de boutonnière longitudinale, ou en fragments irréguliers, et il apparaît un tissu blanc, brillant, dont la masse fait hernie au dehors. Cette masse croît pour ainsi dire à vue d'œil, en quelques heures, elle s'étend au dehors et latéralement, agrandissant l'ouverture, et proéminant bientôt de plusieurs millimètres.

On s'assure facilement que l'aspect blanc brillant de cette masse fongueuse est dû à de l'air adhérent, car en sortant les branches de l'eau on voit que celle-ci *ne mouille pas les lenticelles hypertrophiées* : elles sortent de l'eau parfaitement sèches, tandis que le reste de la branche est tout mouillé. Ce phénomène intéressant se maintient longtemps, si du moins l'eau n'est pas trop profonde, et si elle est aérée. Après des mois entiers j'ai trouvé des lenticelles ayant

toujours cet air adhérent; mais d'autres s'imbibent, prennent un aspect jaunâtre et la lenticelle tout entière meurt asphyxiée. Quand cette perturbation ne se produit pas, la lenticelle submergée semble rester stationnaire.

En réalité le tissu s'accroît par la base, quoique avec une grande lenteur, car il devient de plus en plus proéminent; la masse blanche semble sortir très lentement comme une pâte pressée, elle forme des verrues vermiformes dressées, qui peuvent atteindre un centimètre et plus de longueur au bout d'un ou deux mois (*Salix*, *Prunus*, *Quercus*, *Tilia* : Voy. fig. 6, p. 142). Au microscope on voit que cette masse blanche est formée de cellules arrondies, d'ordinaire très allongées et presque séparées les unes des autres par d'énormes méats remplis d'air (fig. 43, Pl. VI). Ces cellules sont pourtant adhérentes par leurs extrémités, et aussi, dans une faible mesure, latéralement. Leurs parois sont très minces, entièrement cellulosiques. Leur contenu est très clair, représenté par une mince couche protoplasmique sans amidon et sans chlorophylle, et par un suc cellulaire incolore et abondant (fig. 39, 40 et 43, Pl. VI).

Ces cellules géantes présentent les mêmes caractères que les cellules comblantes ordinaires les plus développées, quand on les considère peu après leur formation. C'est qu'en effet elles ont exactement la même origine. *De même que les cellules comblantes des lenticelles ordinaires représentent du phelloderme hypertrophié, de même les cellules géantes produites sous l'influence de l'eau représentent aussi du phelloderme hypertrophié.* On peut s'en assurer en suivant les phases de l'hypertrophie par des coupes successives.

L'hypertrophie porte tout d'abord sur les cellules vivantes les plus externes, situées près de la fermeture, c'est-à-dire sur la région génératrice. Ces cellules grandissent en soulevant la couche de liège située au-dessus. Ce gonflement s'étend peu à peu vers l'intérieur, repoussant et tiraillant la fermeture subéreuse. A la fin celle-ci est brisée. Aussitôt, les cellules, délivrées de la pression qui gênait leur exten-

sion, grandissent rapidement vers l'extérieur en agrandissant l'ouverture. C'est une phase d'élongation très rapide pendant laquelle l'aspect de la lenticelle se modifie profondément.

L'hypertrophie gagne ensuite des cellules phellodermiques de plus en plus profondes. Si elle est rapide, il ne se produit aucun cloisonnement, si elle est lente elle peut être accompagnée d'un ou deux cloisonnements par cellule. Au bout de quelque temps la totalité du phelloderme est ainsi transformée en une masse fongueuse blanche, bien différente du parenchyme primitif par son aspect et par son volume considérable. L'hypertrophie peut continuer ensuite, gagnant le parenchyme non sérié sous-lenticellaire, mais souvent elle s'arrête aux deux dernières assises du phelloderme. Il s'établit dans ces deux assises, ou bien dans l'écorce si l'hypertrophie a été plus profonde, une *couche génératrice* à une à trois assises. Cette couche, par ses cloisonnements, donne très peu de phelloderme; elle produit surtout des cellules vers l'extérieur, cellules qui grandissent de suite beaucoup et deviennent de grandes cellules comblantes identiques aux précédentes. C'est ainsi que la masse fongueuse qui sort de la lenticelle submergée subit un accroissement continu, mais très lent par sa base.

D'après cet exposé, on voit que les cellules comblantes proprement dites ne prennent aucune part à l'hypertrophie. Il faut donc rapporter au phelloderme et à la couche génératrice, l'*hygroscopicité remarquable* que de Bary attribue aux cellules comblantes. Du reste, ces dernières provenant aussi du phelloderme (le plus souvent du moins), la distinction est moins profonde qu'il ne semblerait au premier abord. Il arrive même exceptionnellement que quelques cellules comblantes prennent part à l'hypertrophie (*Cerasus*, fig. 30, Pl. V). Il est au contraire fort important de remarquer ici que *cette hypertrophie des lenticelles sous l'eau ne diffère en rien de celle que nous avons signalée dans les lenticelles ordinaires*, surtout quand il s'y produit une rupture totale des

fermetures (Voy. p. 114). Dans l'un et l'autre cas, il y a gonflement des cellules vivantes situées au contact du liège; ce gonflement gagne de plus en plus vers l'intérieur, tout en soulevant et déchirant à la fin les couches de fermeture, rupture aussitôt suivie d'une hypertrophie beaucoup plus rapide.

Ce n'est qu'après cette rupture que les différences apparaissent, dues à l'action desséchante de l'air (Voy. p. 153). Cette action n'ayant pas lieu sous l'eau, le phénomène continue indéfiniment.

L'hypertrophie qui se produit dans les lenticelles artificiellement submergées n'est donc que la continuation, sans entrave, et même momentanément exagérée, du phénomène caractéristique des lenticelles, la prolifération. La submersion permet de faire disparaître entièrement l'autre phénomène, la *cicatrisation.*

4° *Comparaison avec les lenticelles normalement aquatiques.* — Les lenticelles spéciales ainsi produites sont le plus souvent identiques aux lenticelles normalement aquatiques. Comme celles-ci, elles ont un phelloderme ordinairement mince ou nul, avec de hautes cellules comblantes formant la presque totalité de la lenticelle, et sont dépourvues de couches de fermeture. Toutefois, l'absence de toute fermeture n'est pas constante dans les lenticelles naturellement hypertrophiées; et, dans le cas où des couches subéreuses existent, un phelloderme épais existe aussi (*Alnus*, *Populus*). Nous en verrons les raisons probables.

Nous avons vu (p. 124) que Schenck appelle ces lenticelles des lenticelles *aquatiques*. Il semble croire par là qu'elles ne peuvent se produire que dans l'eau. En réalité, l'hypertrophie lenticellaire se produit tout aussi bien à l'air humide.

5° *Hypertrophie dans l'air humide.* — Il suffit souvent de placer une branche, une racine, dans un tube à parois mouillées pour voir se produire la même hypertrophie que sous l'eau.

Bien plus, il suffit d'enfermer dans un tube sans eau,

fermé simplement par une bourre de coton ou par un bouchon joignant mal, une branche ou une racine bien turgescentes, pour voir l'hypertrophie se manifester aussi très souvent (mais pas après une longue période de sécheresse). Dans ce cas aucune eau n'est venue du dehors. S'il y a eu gonflement dans la lenticelle, l'eau est venue certainement de la plante. On peut admettre, il est vrai, que cette eau a été d'abord transpirée puis réabsorbée, et de fait une buée vient se déposer sur les parois du tube. Mais on sait depuis les recherches d'*Haberlandt* (**18**) et de *Klebahn* (**31**, p. 568) que la transpiration principale a justement lieu par les lenticelles. On peut donc affirmer que les lenticelles n'ont pas absorbé d'eau à l'extérieur directement ou indirectement : toute l'eau qui a servi à les gonfler et à produire l'hypertrophie provient de l'intérieur de l'organe lui-même. Le rôle du tube est simplement d'empêcher les cellules de perdre, par transpiration externe, l'eau gagnée par absorption interne.


Fig. 5. — Fragment d'une racine de *Robinia*, avec lenticelles hypertrophiées dans l'air humide.

Le terme d'*hygroscopicité*, employé par de Bary (**65**, p. 557) pour exprimer la propriété de cellules de la lenticelle d'absorber de l'eau et de se gonfler, est donc assez impropre : car il donne l'idée d'une absorption d'eau externe répandue à l'état de vapeur. Il est vrai que nous manquons d'un terme convenable pour exprimer cette propriété particulière, cette faculté d'absorption qu'ont ces cellules.

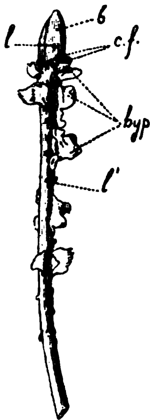


Fig. 6. — Sommet d'un rameau de Tilleul placé à l'air humide. *l*, *l'*, lenticelles non hypertrophiés; *hyp*, lenticelles hypertrophiées; *b*, bourgeon; *c.f*, cicatrices foliaires.

Dans le cas même où une branche est placée dans l'eau, l'hypertrophie n'est probablement pas due non plus à l'absorption de cette eau exté-

rieure, mais bien à celle de l'eau intérieure. Le fait est démontré par les recherches de Klebahn pour le début du phénomène marqué par la phase de gonflement. Klebahn a en effet observé que les couches de fermeture subéreuses opposent une barrière infranchissable à l'eau liquide (**31**, p. 574). Après l'éclatement de ces couches, la masse blanche des cellules hypertrophiées qui fait hernie au dehors *n'est pas mouillée*. Elle ne pourrait donc absorber l'eau directement qu'à l'état de vapeurs. J'ai du reste reconnu qu'en plaçant des organes non turgescents dans l'eau (*Pomme de terre*), l'hypertrophie lenticellaire n'apparaît pas, même sous l'eau, tant que l'organe ne s'est pas saturé d'eau par des racines développées au cours de l'expérience. Toutefois j'ai reconnu aussi, sur le tubercule de Pomme de terre, que le gonflement était un peu plus fort sous l'eau que dans l'air humide. Pour les tiges et les racines ligneuses cette différence n'est pas sensible.

Conclusions. — 1° Les lenticelles sont capables de s'hypertrophier non seulement dans l'eau, mais aussi dans l'air humide sous l'influence d'un simple arrêt de transpiration.

2° L'hypertrophie porte exclusivement sur les cellules de la couche génératrice et du phelloderme. Elle est accompagnée d'un déplacement de la région génératrice vers l'intérieur.

3° Cette hypertrophie est absolument semblable, au début, à celle qui se produit plus ou moins périodiquement dans un grand nombre de lenticelles, soit dans l'air, soit dans le sol.

4° Mais ensuite elle n'est pas entravée par les perturbations secondaires qu'entraîne l'action desséchante de l'air; elle se continue donc indéfiniment et donne une lenticelle ayant exactement la structure des lenticelles aquatiques.

5° L'action de l'eau, ou plus exactement les conséquences d'un arrêt de la transpiration, permet donc de séparer, dans la lenticelle, les deux phénomènes que nous avions distingués : la prolifération et la cicatrisation.

II. — Influences alternatives de l'humidité et de la sécheresse.

Pour étudier expérimentalement ces deux phénomènes, prolifération et cicatrisation, il suffit de ménager la transpiration. Le procédé le plus simple consiste à placer des tronçons de rameaux dans des éprouvettes à pied, avec très peu d'eau au fond. Il existe alors une partie submergée, où l'hypertrophie complète pourra se faire; au-dessus une partie est dans un air de moins en moins humide, à mesure que l'on se rapproche de l'ouverture de l'éprouvette.

1° *Expériences sur Coriaria myrtifolia.*

a. *Rameaux placés dans très peu d'eau.* — Le 13 septembre, deux tronçons de tige de *Coriaria*, d'une longueur de 40 centimètres, sont placés dans des éprouvettes de 20 centimètres de haut avec environ 8 à 10 centimètres d'eau.

Le 26 septembre, les lenticelles situées sous l'eau ont fait éclater leurs fermetures subéreuses et sont fortement hypertrophiées pour la plupart. J'en prélève un échantillon. L'examen microscopique montre dans certaines lenticelles une hypertrophie totale du phelloderme, elle s'étend à l'écorce au-dessous et sur les côtés, les cellules situées à la limite de l'hypertrophie se cloisonnent. Dans d'autres lenticelles submergées, l'hypertrophie est beaucoup moins avancée et n'a pas atteint la totalité du phelloderme. Au même moment une lenticelle prise au sommet, c'est-à-dire à 30 centimètres de l'eau, paraît entièrement close. On y voit au microscope une faible hypertrophie du tiers externe du phelloderme. Cette hypertrophie se réduit à un arrondissement des cellules, de sorte que la fermeture subéreuse a été seulement un peu soulevée et non brisée. Peu ou pas de cloisonnements dans cette lenticelle.

1er *octobre.* — Les *lenticelles sous l'eau* sont dans un état analogue au précédent. On trouve encore quelques lenti-

celles dont le phelloderme est peu hypertrophié surtout sur les bords. Ces lenticelles n'ont pas brisé leur fermeture subéreuse. Beaucoup des cellules phellodermiques y ont une cloison récente très mince, on en trouve à tous les niveaux, en particulier dans l'assise la plus profonde du phelloderme.

Une lenticelle prise au sommet présente un état très analogue à celui qui existait le 26 septembre, les cloisonnements y sont un peu plus nombreux et localisés au-dessus des cellules arrondies.

17 octobre. — Les sujets commencent à bourgeonner, et émettre des racines. Toutes les lenticelles ont visiblement grossi, elles sont même éclatées, pour la plupart, dans l'air comme sous l'eau, jusqu'à 10 centimètres de la surface. Je prélève des échantillons.

α. Sous l'eau, lenticelles hypertrophiées.

β. A 10 centimètres de l'eau, lenticelles hypertrophiées, ou au moins bien ouvertes.

γ. A 20 centimètres de l'eau, lenticelles très gonflées.

δ. A 30 centimètres de l'eau, lenticelles également très gonflées.

α. Les lenticelles situées sous l'eau présentent toujours le même aspect, elles sont remplies de grosses et hautes cellules à parois très minces, il n'existe aucune fermeture. On trouve près du fond de la lenticelle une ou deux assises où s'effectuent des cloisonnements tangentiels.

β. A 10 centimètres de la surface de l'eau les lenticelles sont largement ouvertes, par rupture de leur fermeture subéreuse. Cette rupture a été déterminée par une forte hypertrophie des deux ou trois assises non subérifiées externes, au-dessous desquelles on voit une nouvelle lame subéreuse, formée d'une seule assise. Des cloisonnements se produisent au-dessous, dans le phelloderme non hypertrophié, mais surtout dans la troisième assise.

γ. A 20 centimètres de l'eau, on trouve un état analogue : mais la lenticelle s'est ouverte moins largement et la nouvelle fermeture présente un caractère particulier. Elle est

constituée par deux ou trois assises de cellules arrondies, séparées par des méats très visibles, et possède une épaisseur plus grande au centre que sur les bords. Ces cellules représentent évidemment du phelloderme subérifié et nous avons ici une fermeture provisoire tout à fait semblable à celle qui se produit dans les conditions naturelles en cas de rupture totale (fig. 28, Pl. V). La fermeture est du reste renforcée au-dessous, çà et là, par une cellule de vrai liège produite par un cloisonnement récent de l'assise phellodermique sous-jacente. Cette assise subit d'autres cloisonnements, mais ils n'engendrent que du phelloderme. Les deuxième et troisième assises se cloisonnent aussi, mais moins souvent.

δ. A 30 centimètres de l'eau, l'état général est très analogue à celui trouvé à 10 centimètres ; il y a eu encore rupture, dans plusieurs lenticelles, mais la fermeture provisoire, faite aux dépens du phelloderme peu ou point hypertrophié, y comprend trois à cinq assises. Au-dessous les cloisonnements se font de la même manière.

On voit, en résumé, que toutes les lenticelles sont en travail, *c'est un état de prolifération générale très analogue à celui qui existe au printemps dans les conditions naturelles :* car pour la plupart il y a eu rupture totale des fermetures. Et cet état est accompagné, du reste, par la production de racines et de pousses nouvelles. Mais tandis que la cicatrisation est nulle sous l'eau, elle existe au-dessus : faible et formée par une seule assise de cellules subérifiées (peut-être du vrai liège ?) pour les lenticelles du bas placées dans l'air humide, elle devient de plus en plus forte, à mesure que l'on examine des lenticelles plus haut placées. Tout à fait au sommet, dans l'air libre, les couches subérifiées sont très épaisses. Ces couches représentent du phelloderme subitement transformé par le dépôt d'une couche de subérine à l'intérieur de chacune de ses cellules.

b. *Élévation du niveau de l'eau.* — Que se passera-t-il si le niveau de l'eau est subitement augmenté ? C'est ce que j'ai

voulu voir. Le 17 octobre, après avoir prélevé les échantillons précédents, le niveau de l'eau a été élevé de 20 centimètres, c'est-à-dire jusqu'au niveau γ.

18 octobre. — Dès le lendemain presque toutes les lenticelles récemment submergées se sont entr'ouvertes, jusqu'à un centimètre au-dessus de l'eau, mais par une simple fente longitudinale, sans que le tissu interne s'hypertrophie au dehors. Celles situées au niveau β ont cependant grossi notablement.

19 octobre. — Peu de changements.

20 octobre. — L'hypertrophie des lenticelles, caractérisée par la sortie d'un tissu blanc, commence à partir du bas et va en remontant jusqu'à mi-distance entre β et γ, elle est plus forte d'un côté.

Du 21 au 26 octobre, cette hypertrophie s'accentue et devient très notable. Le 26 octobre, elle n'augmente plus guère et je prélève des échantillons aux quatre niveaux précédents, α, β, γ, δ.

26 octobre. — α. Aucun changement. Lenticelle toujours submergée, toujours ouverte, pleine de grosses cellules hypertrophiées, avec quelques cloisonnements au fond, dans le phelloderme et dans l'écorce. Pas la moindre subérification.

β. Récemment submergée. Toutes les cellules du phelloderme viennent de s'hypertrophier, sauf sur les bords; l'hypertrophie a brisé la fermeture subéreuse apparue avant le 17 octobre, quelques rares cloisonnements existent dans l'assise phellodermique la plus profonde et au-dessus.

γ. Récemment submergée. La moitié externe du phelloderme s'est hypertrophiée, elle a rompu l'épaisse fermeture subéreuse qui la surmontait. Aucune autre fermeture complète n'est apparue, mais quelques cellules hypertrophiées se sont subérifiées principalement sur les bords. On voit, çà et là, des cloisonnements récents, peu nombreux, non pas surtout à la limite de l'hypertrophie, mais plutôt un peu en deçà, dans des cellules sensiblement agrandies.

δ. Les cellules situées en δ, n'ayant pas été submergées, aucune rupture ne s'est produite dans leur épaisse fermeture subéreuse, apparue avant le 17 octobre. Celle-ci a été seulement un peu soulevée par un faible gonflement des deux assises sous-jacentes; les cloisonnements se sont déplacés. Ils s'effectuent maintenant surtout dans le troisième assise. Mais quelques cellules d'assises plus profondes montrent aussi une cloison récente.

En résumé, on voit que l'élévation subite du niveau de l'eau jusqu'au point γ, a déterminé l'ouverture immédiate (un jour), puis l'hypertrophie (deux à cinq jours) de cellules récemment submergées. L'hypertrophie est plus hâtive, plus forte et plus profonde pour les lenticelles du bas, quoique toutes soient submergées au même moment. Aucune subérification nouvelle n'y apparaît, sauf en γ, au niveau de l'eau, où quelques cellules phellodermiques ébauchent une fermeture en se subérifiant.

Les lenticelles non submergées ont à peine ressenti l'élévation du niveau de l'eau, cependant les cellules des assises génératrices se sont arrondies, et les cloisonnements sont descendus au-dessous.

c. *Abaissement du niveau de l'eau.* — Le 26 octobre, après avoir prélevé les échantillons étudiés ci-dessus, le niveau de l'eau est fortement abaissé et réduit à trois ou quatre centimètres. Le sujet est d'ailleurs placé dans une éprouvette moins profonde, de telle sorte que les lenticelles récemment submergées et hypertrophiées sont maintenant à l'air libre, et doivent subir une transpiration intense. Toutes ces lenticelles passent du blanc au brun en se desséchant, c'est la seule modification visible à l'extérieur. Au bout de huit jours, c'est-à-dire le 3 novembre, quatre échantillons sont prélevés.

α. L'échantillon pris immédiatement *au-dessus* du niveau actuel de l'eau montre des lenticelles fermées par une couche

de *phelloderme subérifié* épaisse de trois à quatre assises. La dessiccation s'est donc transmise jusqu'au niveau de l'eau, Au-dessous on voit que les cellules du phelloderme ont presque toutes une cloison récente, tangentielle. Les cellules de l'écorce sous-lenticellaire en ont aussi dans deux ou trois assises, principalement aux bords de la lenticelle, mais les cloisons y sont obliques ou même radiales.

Dans une autre lenticelle voisine, prise probablement un peu au-dessous, il existe une fermeture analogue, mais réduite à une seule assise. Les cloisonnements sont plus rares dans les tissus sous-jacents.

β. Les lenticelles qui étaient ouvertes et hypertrophiées présentent maintenant une couche de fermeture formée de cellules phellodermiques arrondies, subérifiées et lignifiées. C'est une fermeture hâtive déterminée encore par l'action desséchante de l'air. Plusieurs de ces cellules sont cloisonnées, ce qui indique combien brusque a été la subérification. Au-dessous, cloisonnements centrifuges régénérant le phelloderme très aminci. On trouve ces cellules en cloisonnement dans deux ou trois assises.

γ. Au niveau γ, existaient des lenticelles les unes ouvertes, les autres closes. Les premières se sont comportées comme les précédentes, en se fermant par scléro-subérification hâtive d'une couche phellodermique peu ou point hypertrophiée. Dans les autres, la dessiccation s'est fait sentir aussi, mais beaucoup moins vivement: au-dessous des cellules hypertrophiées on voit une assise de cellules en train de lignifier leurs parois d'une manière irrégulière et faible. Au-dessous de cette assise tout le phelloderme subit des cloisonnements, mais ceux-ci sont prépondérants dans l'assise la plus externe, au contact de l'assise faiblement lignifiée : nul doute qu'ils auraient constitué à ce niveau une fermeture subéreuse régulière si l'expérience avait été prolongée quelques jours de plus (la coupe ressemble beaucoup à celle de la figure 27, Pl. IV, lenticelle natu-

relle, où l'on voit la nouvelle assise subéreuse en formation).

δ. Lenticelles toujours closes par leur épaisse fermeture avec au-dessous des cellules comblantes fanées. Les cloisonnements sont descendus plus bas.

On voit, en résumé, que toutes les lenticelles ouvertes sous l'eau se sont refermées hâtivement à l'air, aux dépens d'une couche phellodermique comprenant une à quatre assises dont les cellules se sont scléro-subérifiées. Au-dessous, les cloisonnements paraissent avoir subi une excitation particulière de la part de la dessiccation partielle.

Influence des fermetures. — Il faut remarquer, du reste, qu'à un même niveau les lenticelles ne présentent pas le même état. J'ai une coupe transversale passant par trois lenticelles provenant de la région intermédiaire β-γ; l'une de ces lenticelles était petite et encore fermée quand elle est passée de l'eau dans l'air, les deux autres étaient ouvertes, la première à moitié, la seconde largement. La première lenticelle, fermée par une lame de liège, avait un phelloderme presque tout hypertrophié, quelques rares cloisonnements au-dessous, aucune subérification nouvelle au-dessus.

Dans la deuxième et la troisième, la dessiccation subite avait saisi et tué les cellules qui se cloisonnaient (sans les déformer sensiblement sur les bords de sorte que l'on voyait encore le passage au phellogène). Au-dessous des cellules tuées, une couche épaisse et profonde s'était lignifiée et subérifiée et fermait la lenticelle. Cette couche était formée de cellules appartenant au phelloderme dans le cas de la deuxième lenticelle, peu ouverte; elle appartenait à l'écorce dans le cas de la troisième, largement ouverte. Dans les deux cas, les cellules avaient gardé leurs formes, et même beaucoup d'entre elles avaient des cloisons récentes, saisies aussi par la transformation chimique. Enfin au-dessous de cette fermeture les cellules du paren-

chyme, phellodermique ou cortical, subissaient des cloisonnements tangentiels très actifs, dans plusieurs assises superposées.

On voit, par cet exemple, de trois lenticelles situées au même niveau mais inégalement ouvertes, combien grande est l'influence des fermetures sur les transformations chimiques causées par l'action desséchante de l'air libre.

On rencontre du reste assez souvent, soit à l'état naturel, soit dans des expériences, des lenticelles qui permettent de suivre ces phénomènes d'une manière encore plus graduelle.

La figure 47 (Pl. VI) représente une coupe d'une lenticelle de *Ficus Carica*, la plante poussait dans un pot. On voit que la lenticelle n'est qu'entr'ouverte de côté. Sous l'ouverture, le phelloderme s'est subérifié suivant une lame épaisse, mais pas du tout ailleurs. Sur ce même sujet on trouvait à cette époque tous les degrés représentés : absence d'ouverture sans subérification, ouverture à peine commencée avec au-dessous quelques cellules subérifiées seulement, puis ouverture et subérification de plus en plus grandes. La région génératrice se trouvait déplacée de la même manière.

Les figures 34 et 35 (Pl. VI) représentent une lenticelle de *Salix* soumise à des expériences semblables à celles que nous décrivons ici pour *Coriaria*. Il y a eu rupture complète, mais la fente est très étroite et quelques cellules seulement se sont scléro-subérifiées. Ces cellules sont situées exactement sous la fente. *Chaque cellule réagit donc immédiatement aux pertes d'eau qu'elle subit par transpiration.*

2° *Autres expériences et résultats généraux.* — Je ne puis entrer dans le détail des expériences analogues que j'ai faites et répétées sur un grand nombre de plantes.

Sur *Salix alba*, *Ligustrum vulgare* et *Sambucus nigra* en particulier, j'ai fait des expériences identiques à celles faites sur *Coriaria myrtifolia*. Les résultats généraux ont été les mêmes avec des particularités diverses souvent

intéressantes. Ce sont ces résultats seuls que je noterai ici.

1° A un même niveau, dans les mêmes conditions extérieures, les lenticelles placées sous l'eau ou dans l'air humide peuvent s'ouvrir ou rester fermées. Le fait semble tenir à l'inégalité de résistance que présentent les couches de fermeture. Les lenticelles du second type, à fermeture souvent plus résistante, semblent s'ouvrir moins facilement que celles du premier. C'est probablement pour ce fait, au moins en partie, que certaines lenticelles ne s'hypertrophient que très tardivement ou jamais chez diverses plantes (p. 137), même dans le premier type de structure.

2° Les lenticelles situées à des niveaux différents, pour un rameau plongé dans l'eau par sa base, sont à des états différents. Celles d'en bas, sous l'eau ou près de l'eau, se gonflent et s'hypertrophient les premières ; le gonflement, suivi ou non d'hypertrophie, monte plus ou moins haut, à mesure que le rameau se sature d'eau.

3° Si l'on élève brusquement le niveau de l'eau, les lenticelles gonflées s'ouvrent du jour au lendemain, et s'hypertrophient ensuite beaucoup plus rapidement que n'avaient fait les premières. Il y a donc une phase de préparation de la lenticelle à distinguer de l'hypertrophie proprement dite.

4° Si l'on abaisse brusquement le niveau de l'eau, les lenticelles hypertrophiées se dessèchent en brunissant.

5° L'étude anatomique montre que l'hypertrophie porte toujours sur les cellules vivantes et non subérifiées de la lenticelle. Elle commence presque toujours dans l'assise la plus externe, au contact du liège formant fermeture. Cependant pour des lenticelles situées hors de l'eau (*Salix* au niveau δ de l'expérience précédente, 26 octobre), elle commence au milieu du phelloderme. L'hypertrophie gagne peu à peu en profondeur (il faut un mois et demi pour l'hypertrophie totale de *Salix*). Elle se produit même si la lenticelle reste close, mais elle grandit subitement quand une rupture s'accomplit.

6° La *cicatrisation* a lieu par l'action de l'air libre ou plutôt d'une transpiration excessive. Elle est considérable quand une lenticelle aquatique est mise à l'air libre : elle peut amener le rejet complet de la lenticelle.

Quand il y a rupture dans l'air, on compte bientôt trois étages dans la couche cicatricielle : le premier est formé de cellules externes en hypertrophie, tuées ; le deuxième est formé de cellules peu ou point hypertrophiées se lignifiant ; le plus interne, de cellules non hypertrophiées se subérifiant.

La couche cicatricielle est étroite et peu profonde quand la fente est étroite (fig. 34 et 35, Pl. VI). Elle est très profonde et occupe toute la largeur de la lenticelle si la fente est large. La réaction est toujours individuelle pour chaque cellule.

7° Les cloisonnements se produisent moins dans la phase d'hypertrophie que dans la phase inverse. Absents ou rares sous les cellules en hypertrophie progressive, ils deviennent abondants, quand il y a cicatrisation, au-dessous des cellules subérifiées. Ils apparaissent après la formation de la fermeture cicatricielle. Les cellules qui se cloisonnent appartiennent au phelloderme ou à l'écorce, selon la profondeur de l'hypertrophie et de la cicatrisation. Ce sont les cellules situées au contact de la couche cicatricielle qui se cloisonnent le plus, mais on trouve presque toujours d'autres cloisonnements dans des cellules d'assises plus profondes.

Quand il n'y a pas eu rupture, et que le niveau de l'eau arrivant à la plante a simplement baissé, l'excitation génératrice de la perte d'eau se fait encore sentir quoiqu'il n'y ait pas cicatrisation spéciale. On voit, en effet, des cellules jusque-là en repos, grandir vers l'extérieur en se cloisonnant. S'il y a eu gonflement préalable du phelloderme, la nouvelle couche génératrice se produit à la limite, dans des cellules peu gonflées. Mais si le gonflement a été nul, il peut encore s'en former une, également profonde.

Conclusion générale. — En faisant varier les conditions d'humidité interne et externe, on peut reproduire à volonté les phases diverses de l'évolution des lenticelles. On peut transformer une lenticelle aquatique en lenticelle aérienne ou inversement. On peut déterminer l'hypertrophie partielle ou totale, les cloisonnements, les transformations chimiques des membranes. On peut même amener le rejet complet d'une lenticelle, et la production d'une nouvelle lenticelle à la place de l'ancienne.

L'évolution, la structure, et la reproduction de ces organes sont donc sous la dépendance directe de conditions physiologiques très simples.

L'ensemble de ces faits est basé sur la *transpiration propre des cellules de la lenticelle.* Cette transpiration propre, qu'il est à peu près impossible de distinguer directement de la transpiration générale qui s'effectue à travers la lenticelle, est pourtant démontrée indirectement. Et la certitude de la démonstration résulte des réactions que manifeste chaque cellule de la lenticelle aux causes qui font varier sa transpiration. *Si la transpiration est annulée, la cellule tend à s'hypertrophier; si elle est beaucoup augmentée, sa paroi subit des transformations chimiques.*

D'autre part, on ne peut admettre une transpiration continuelle de la cellule sans un apport d'eau continuel : pour un débit permanent, il faut qu'il y ait une recette permanente. *La lenticelle absorbe donc sans cesse de l'eau dans les tissus sous-jacents.* C'est grâce à cette absorption continuelle que la cellule peut s'hypertrophier quand sa transpiration est suspendue (*hygroscopicité* de de Bary).

La lenticelle est donc traversée par un courant continu d'eau absorbée dans l'intérieur par ses cellules et rejetée au dehors sous forme de vapeur. Ce courant, qui se fait à l'intérieur des cellules, est complètement distinct du courant de vapeur d'eau qui se produit à travers les méats, entre les cellules de la lenticelle, et qui appartient à la transpiration générale.

CHAPITRE VII

INFLUENCES INTERNES

Les influences extérieures ne sont pas les seules qui agissent sur la lenticelle, ces influences n'agissent même souvent qu'indirectement, les causes directes d'action étant dans la plante elle-même. Nous allons essayer d'étudier ces influences. Il en existe au moins deux, l'une se rapporte à l'eau que contient la plante, l'autre se rapporte probablement aux substances osmotiques.

I. — Rôle de l'eau intérieure et de la transpiration générale.

Nous avons amplement démontré dans le chapitre précédent que la lenticelle est très sensible aux variations de l'humidité extérieure. Cette sensibilité est propre à chaque lenticelle, car elle est très différente, à un même niveau, selon que la lenticelle est ouverte ou fermée (p. 150); elle répond en effet à la transpiration propre de la lenticelle : selon que cette transpiration est nulle ou considérable, il y a hypertrophie, ou bien scléro-subérification, c'est-à-dire cicatrisation.

Toutefois, il est évident que la facilité avec laquelle l'eau intérieure est cédée aux cellules de la lenticelle dépend de la richesse aqueuse des tissus sous-lenticellaires. Si ces tissus sont pauvres en eau, ils ne pourront en céder que faiblement, et l'hypertrophie sera nulle ou faible. Ainsi s'explique la période préparatoire plus ou moins prolongée qui sépare le moment où une branche a été mise dans l'eau de celui où les lenticelles s'hypertrophient (p. 143); c'est le temps nécessaire pour que les tissus se saturent d'eau.

Une fois saturés, ces tissus cèdent bien plus facilement de l'eau aux cellules hypertrophiables, et celles-ci se

dilatent en quelques heures dès qu'on arrête leur transpiration (p. 152). Le fait est surtout frappant pour les tubercules de la pomme de terre. Quand ils ont été conservés quelques mois à l'air ils ont perdu notablement de leur turgescence. Dans cet état, on peut les plonger à moitié dans l'eau sans voir se produire la moindre hypertrophie des lenticelles. Mais le tubercule se gonfle. Quand sa peau est bien tendue, qu'il est devenu dur et turgescent, les lenticelles submergées éclatent toutes. Si à ce moment-là on retourne le tubercule, on voit les lenticelles situées dans l'air, non ouvertes, mais gonflées, s'ouvrir toutes et s'hypertrophier en deux jours.

Des faits semblables ont été observés expérimentalement sur beaucoup de tiges aériennes (*Salix*, *Coriaria*, *Sambucus*, *Ampelopsis*, *Hedera*, etc.) (Voy. chap. VI).

Pour les rameaux souterrains et les racines, il faut moins de temps, évidemment parce que l'humidité naturelle du milieu maintient ces organes plus près de leur saturation (*Sambucus*, *Cerasus*, *Prunus*). Il est même assez surprenant que l'hypertrophie spontanée n'existe pas plus souvent dans le sol humide : il faut attribuer cette apparente anomalie à ce que les racines, perdant de l'eau du côté de la tige et des feuilles, leurs tissus ne peuvent se saturer complètement que dans des circonstances exceptionnelles. Au contraire, quand ces racines sont placées à l'état de tronçon dans l'air humide, la perte ne se produit plus et l'hypertrophie a lieu.

Hydrose, *hypohydrose* et *hyperhydrose*. — Nous n'avons aucun terme spécial pour exprimer la richesse plus ou moins grande des tissus en eau. Le mot hydratation est impropre et souvent pris dans des sens différents. Je proposerais le terme d'*hydrose*, avec ses deux dérivés *hyperhydrose* et *hypohydrose* qui n'ont besoin d'aucune explication (1). L'hydrose, ou richesse des tissus en eau,

(1) La notion bien nette de l'hydrose et des niveaux d'hydrose m'a été suggérée par mon frère, le Dr Émile Devaux, médecin de 1re classe

dépend à chaque instant de l'absorption d'une part et de la transpiration d'autre part. Les plantes submergées sont hyperhydres. Les organes submergés des plantes demi-aquatiques le sont aussi beaucoup, mais peut-être à un degré moins complet parce que la transpiration existe ailleurs. Les racines terrestres sont déjà beaucoup moins hyperhydres, tandis que les organes aériens sont d'autant plus hypohydres qu'ils sont plus élevés, plus près des feuilles. L'hydrose des plantes terrestres diminue ainsi depuis les racines jusqu'aux feuilles.

A la suite de ce que nous avons reconnu plus haut, on conçoit que les lenticelles peuvent servir de réactif indicateur concernant l'état de l'hydrose.

En effet : *Les lenticelles de la racine, de la base des tiges, de la face inférieure des branches obliques, s'hypertrophient plus tôt dans l'eau ou dans l'air humide que les autres ; il faut en conclure que ces régions sont plus voisines de leur saturation.*

On peut faire un pas de plus. L'hypertrophie n'étant qu'une exagération du phénomème caractéristique des lenticelles, la prolifération, *on doit trouver un balancement entre la prolifération lenticellaire totale, et la transpiration générale.* La prolifération lenticellaire totale est représentée par le nombre des lenticelles multiplié par leur taille. La transpiration générale de l'organe dépend d'une part de la surface totale, du nombre des stomates, du nombre et de la taille des lenticelles, de la chlorophylle, etc. ; elle dépend d'autre part de l'humidité extérieure selon le milieu.

des colonies. Il l'a introduite brillamment dans sa thèse (67) sur l' « Oligodipsie » (Bordeaux, 1891). C'est en lisant cette thèse puis en conversant avec l'auteur que tout un ensemble de faits se sont coordonnés dans mon esprit autour d'une même idée. J'ai alors entrevu, pour la première fois, toute l'importance que cette conception particulière de l'hydrose, générale et particulière, a pour les êtres vivants. C'est une notion de premier ordre, dont l'importance apparaîtra de plus en plus dans tous les domaines de la Biologie : morphologie (organographie, anatomie et histologie); physiologie (nutrition, accroissement et évolution), sans parler du domaine où elle a été tout d'abord indiquée, celui que dans la médecine humaine nous désignons par l'expression si vague de « tempéraments ».

Il doit donc exister des corrélations directes entre les lenticelles et ces divers facteurs. C'est bien ce qui a lieu en effet.

1° *Balancement entre les stomates et les lenticelles.* — Stahl (**15**, p. 378) avait déjà observé que lorsque les stomates sont nombreux et dispersés à la surface de la tige, il n'y a qu'une portion de leur nombre total sous laquelle il se forme des lenticelles. Ex. : *Viburnum Opulus, Rosa canina*, *Evonymus europæus*, *Persica vulgaris*, *Cornus sanguinea.* Un liège continu s'étend partout sous les stomates non transformés.

J'ai compté les stomates sur les tiges jeunes d'environ deux cents espèces de plantes ligneuses ou herbacées. Si l'on écarte les cas, peu fréquents, où la lenticelle naît sous un groupe de stomates (*Juglans*, *Hedera*), on peut dire qu'*à chaque stomate succède une lenticelle quand il y a moins de 50 stomates par centimètre carré.* C'est ce qui arrive dans la grande majorité des plantes ligneuses portées sur la liste de la page 13. On remarque alors qu'*elles sont d'autant plus petites qu'elles sont plus nombreuses* (p. 54).

Quand il y a plus de 50 stomates par centimètre carré, les avortements sont de plus en plus fréquents et ils finissent par être complets. La liste suivante est la suite immédiate de la liste portée page 14, elle ne comprend que les plantes ayant plus de 50 stomates par centimètre carré.

TABLEAU XXX

Nombre de stomates par centimètre carré sur la tige de l'année.

Les plantes sont inscrites, autant que possible, en série de richesse croissante, mais on y trouve de grandes variations. Le nombre des stomates ou des taches prolenticellaires qui suivent est indiqué à la suite du nom par un zéro ou par un chiffre.

De 50 à 100 stomates.

Lonicera Caprifolium, 0. *Helianthus tuberosus*, 0. *Hedera Helix*, 12 taches.	*Glycine sinensis*, 74 lent. *Rhododendron Hendersoni*, 0.	*Dahlia variabilis*, n taches.

De 100 à 300 stomates.

Spiræa ariæfolia, 0.
Spiræa Ulmaria, 0.
Vitis Riparia, n taches.
Veronica Anagallis, 0.
Rubia tinctorum, 0.
Ginkgo biloba, 25 taches.
Punica Granatum, 0.
Myrtus communis, 0.
Azalea sp., 0.
Phytolacca esculenta, 0.
Spiræa lanceolata, 0.

De 300 à 500 stomates.

Sambucus Ebulus, 0. — *Rosmarinum officinalis*, 0. — *Dipsacus laciniatus*, 0.
• *Symphoricarpus racemosa*, 0.

De 500 à 1 000 stomates.

Spiræa prunifolia, 0.
Dipsacus silvestris, 0.
Thymus vulgaris, 0.
Vitis vinifera, 5 à 800 taches.
Tamarix gallica, n lent.
Solanum Dulcamara, n lent.
Prunus spinosa, n lent.
Armeniaca vulgaris, n lent.
Lycium barbarum, 0.
Euphorbia stricta, 0.
Eupatorium cordatum, n taches.
Datura Stramonium, 0.
Galium elatum. 0.
Solanum tuberosum, 0.
Lythrum Salicaria, 0.
Rhamnus Alaternus, 700 taches.
Taxus baccata, 0.
Arbutus Unedo, 0.
Vicia Faba, 0.
Vinca major, 800 taches.
Tanacetum vulgare, 833 taches.
Conium maculatum, n taches.
Melilotus alba, 0.
Phaseolus vulgaris, 0.

De 1 000 à 2000 stomates.

Papaver Rhæas, 0.
Tamus communis, 0.
Ribes nigrum, 0.
Euphorbia sylvatica, 0.
Eupatorium cannabinum, 210 taches.
Clematis Vitalba, 0.
Spiræa trifoliata, 0.
Cornus Sanguinea, 0.
Scrofularia aquatica, 0.
Ephedra andica, 0.
Tussilago Farfara, 0.
Ranunculus Flammula, 0.
Persica vulgaris, n lent.
Colutea arborescens, 0.
Berberis vulgaris, 0.
Asparagus officinalis, 0.
Ruscus aculeatus, 0.
Aristolochia Clematitis, 0.
Marsdenia erecta, 6 lent.
Solanum nigrum, 0.
Evonymus europæus, 0.
Spiræa Filipendula, 0.

De 2,000 à 3000 stomates.

Mahonia aquifolium. 0.
Rosa canina, n taches.
Evonymus japonicus, 0.
Ribes Uva-crispa, 0.
Ampelopsis quinquefolia, 12 à 15 lenticelles.
Cannabis sativa, 0.
Smilax aspera, n taches.
Viburnum Opulus, 12 lent.
Cephalotaxus Fortunei, 0.
Taxodium sempervirens, 0

De 3000 à 5000 stomates.

Rubus fruticosus, taches nombreuses.
Lappa major, 0.
Helianthemum vulgare, 0.
Medicago sativa, 0.

De 5 000 à 10 000 stomates.

Jasminum officinale, 0.
Ononis striata, 0.
Oxalis stricta, 0.
Ulex europæus, 0.
Coronilla varia, 0.
Chenopodium murale, 0.
Fœniculum dulce, 0.
Raphanus Raphanistrum, 0
Spartium junceum, 0.

Au-dessus de 10 000 stomates.

Lavandula officinalis, 0. — *Citrus Aurantium*, 0. — *Sarothamnus scoparius*, 0.
Coronilla Emerus, 0.

A la suite de cette longue liste, j'exprimerai les conclusions suivantes :

α. Les plantes ligneuses ayant plus de 50 stomates par centimètre carré donnent rarement naissance à une lenticelle par stomate (rameaux très vigoureux de Glycine) et cette lenticelle est très petite. Le plus souvent un petit nombre de stomates seulement donne naissance à des lenticelles. Ces stomates privilégiés sont parfois distincts par une taille plus grande et alors plus hâtifs (*Ampelopsis* [**20**] *Viburnum Opulus* [**15**]). Quand tous les stomates se ressemblent, tous donnent naissance à une ébauche de lenticelle (*Prunus*, *Armeniaca*, *Tamarix*, *Vitis*, *Ginkgo*, *Rhamnus*), ou bien l'avortement est complet (*Taxus*, *Arbutus*, *Clematis*, *Cornus*, *Symphoricarpus*, *Rosa*, *Evonymus*, *Rubus*, *Jasminum*, *Ulex*, *Spartium*, *Citrus*, *Sarothamnus*, *Coronilla Emerus*).

Dans beaucoup de ces plantes les stomates subsistent longtemps, et il est légitime d'attribuer l'avortement des lenticelles à la transpiration qui en résulte. Mais il existe aussi d'autres causes.

β. La plupart des plantes herbacées ont beaucoup de stomates. La transpiration propre de la tige de ces plantes serait donc aussi une des causes de l'absence habituelle de lenticelles chez ces plantes. Mais il existe aussi d'autres facteurs, car quelques plantes herbacées ont moins de 50 stomates par centimètre carré, et ces stomates ne donnent naissance tout au plus qu'à une tache prolenticellaire (*Sylphium perforatum,* 6 stomates sur 2 taches ; *Phytolacca decandra*, 20 stomates sur 4 taches). En mettant ces plantes dans l'eau, ces taches se sont hypertrophiées en rompant l'épiderme, donnant de vraies lenticelles aquatiques. Il n'y a donc pas impuissance fondamentale chez les plantes herbacées à produire des lenticelles. C'est, du reste, ce que montre aussi la présence fréquente de lenticelles sur leur racine. Mais la transpiration, généralement très forte, de leur tige pourvue de nombreux stomates et de chlorophylle, est une cause importante de cet avortement complet.

γ. Pour les pétioles des plantes ligneuses, qui ne produisent aussi le plus souvent que des ébauches tardives et incomplètes, hypertrophiables à l'air humide (*Sambucus*, *Tilia*, etc.), le cas serait très analogue.

2° *Influence du nombre des lenticelles.* — Quand les lenticelles sont très nombreuses, elles sont peu développées; et inversement, quand elles sont rares, elles prennent un grand développement. De telle sorte que beaucoup de petites lenticelles équivalent à peu de grandes lenticelles.

Cette proposition a déjà été énoncée (p. 54) et nous n'avons pas à la démontrer à nouveau. Nous ajouterons seulement aux exemples cités quelques plantes qui montrent d'une manière frappante les faits de balancement qui nous occupent maintenant. Durant une période leur tige possède de petits mais nombreux organes de transpiration; durant une autre, des organes grands mais peu nombreux.

Platanus vulgaris. — Chez le Platane les lenticelles primaires, petites au début, sont à la fin grandes et fort bien développées. Emportées dans la chute des premières écailles, elles sont remplacées par des lenticelles secondaires beaucoup plus nombreuses, mais très petites et très imparfaites.

Prunus spinosa. — Chez le *Prunus*, c'est l'inverse, il y a beaucoup de stomates et les lenticelles primaires tendent à être très nombreuses ; mais la plupart d'entre elles avortent, sauf sur les branches vigoureuses, de sorte que finalement la surface de la branche porte un petit nombre de lenticelles bien développées.

Ribes rubrum. — Chez le *Ribes*, également avec nombreux stomates, l'avortement est toujours complet dans la région corticale. Mais à mesure que l'écorce tombe, les stomates sont remplacés par des lenticelles secondaires, d'origine péricyclique, beaucoup moins nombreuses et qui acquièrent un assez grand développement.

Vitis vinifera. — Sous les nombreux stomates il ne se

produit que quelques cloisonnements corticaux, accompagnés çà et là d'une hypertrophie surtout à l'air humide. A la chute de l'écorce il se produit de nombreuses ébauches en face des rayons. Ces ébauches restent à l'état rudimentaire, elles constituent les *pores corticaux des rayons médullaires*, découverts par Klebahn, très analogues aux lenticelles imparfaites du *Platanus*, mais encore moins développées.

Il serait facile de multiplier des exemples analogues qui prouvent que le développement de chaque lenticelle est d'autant plus grand que le nombre total des lenticelles est plus faible. Un balancement analogue est du reste présenté par les stomates caulinaires eux-mêmes. *Comparés aux stomates de la feuille, les stomates de la tige sont presque toujours plus grands et cela d'autant plus qu'ils sont moins nombreux.*

Les plus grands sont ceux de *Juglans regia* et de *Fraxinus excelsior* dont l'ostiole peut être 30 à 80 fois plus développé que l'ostiole des stomates foliaires. C'est ce que montre la figure 7 pour le Frêne. Mais, par contre, la feuille de cet arbre possède 32 000 stomates par centimètre carré, tandis que la tige n'en a que 10 à 11. La forte différence due à la taille est donc plus que compensée par le nombre. Quand, au contraire, les stomates sont à peu près aussi nombreux sur la tige que sur la feuille, leurs tailles sont analogues (*Lavandula officinalis*, *Sarothamnus scoparius*, etc.).

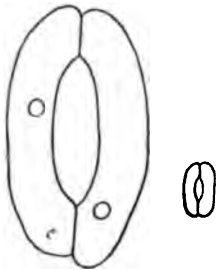


Fig. 7. — Dimensions comparées d'un stomate de la tige et d'un stomate de la feuille chez *Fraxinus excelsior* (gr. 340).

Il existe donc un balancement direct entre les organes de transpiration de la tige, stomates ou lenticelles, qu'ils soient de même espèce ou non.

Ce balancement correspond nécessairement à une certaine régularisation de la transpiration. Toutefois *il serait faux de dire que c'est lui qui régularise la transpiration ; c'est*

au contraire la transpiration qui régularise le développement moyen de l'ensemble des organes transpiratoires. Si la transpiration devient trop forte l'organe entier devient hypohydre, et ses lenticelles, par exemple, prennent un faible développement. Et inversement.

3° *Influence du milieu.* — Ce qui prouve bien qu'il en est ainsi, c'est la comparaison du développement lenticellaire en milieu humide ou en milieu sec. Cette comparaison a été faite page 58, quand nous avons établi la surface lenticellaire moyenne pour la racine et pour la tige de *Robinia pseudo-Acacia*. Nous avons reconnu que dans le sol, milieu humide où la transpiration est faible, la surface lenticellaire occupait 1/16 de la surface totale, tandis qu'elle occupait 1/57 dans l'air.

Cette comparaison, pour être faite d'une manière rigoureuse, devrait du reste porter sur deux portions semblables d'un même organe; c'est ce qui a eu lieu dans mes expériences d'hypertrophie artificielle, et toutes ces expériences ont montré que toutes les lenticelles de la portion où la transpiration est suspendue prennent un développement beaucoup plus considérable que celui des portions qui transpirent encore.

4° *Influence de la chlorophylle.* — On sait que la chlorophylle accélère d'une manière considérable la transpiration. Les tiges vertes doivent donc, d'une manière générale, transpirer plus que les autres. Il se trouve, en effet, que les lenticelles de ces tiges ont un développement très retardé (*Ilex*, *Aucuba*, Voy. p. 54), c'est un fait qui concorde encore avec les précédents.

5° *Influence de la transpiration foliaire.* — On sait que la transpiration principale de la plante se produit par les feuilles. Dans tous les cas, la tige en subit nécessairement le contre-coup, et les lenticelles doivent dévoiler l'état

général de son hydrose intérieure. Quoique je n'aie pas porté directement mes recherches de ce côté, nous pouvons donner à ce sujet quelques indications intéressantes :

a. Les lenticelles, abondantes et développées au-dessous du point d'insertion de chaque feuille, sont au contraire rares et moins développées au-dessus (Voy. p. 33). C'est un arrêt de développement causé en partie par la transpiration propre de la feuille, et qui frappe aussi le bourgeon placé à son aisselle (Wiesner, **58** et **72**; Lothelier, **56**).

b. Il est d'autant plus difficile d'obtenir l'hypertrophie des lenticelles dans l'eau ou dans l'air humide, qu'il reste d'autre part une surface plus grande transpirant librement. C'est ainsi que, sur des plantes en pots, en entourant de papier d'étain de faibles surfaces de la tige (*Salix, Sambucus*, *Aralia*), les lenticelles ainsi couvertes ont montré une hypertrophie nulle ou tardive (*Sambucus*), malgré l'arrêt complet de leur transpiration propre. C'est ainsi encore qu'une différence semblable s'est produite en plongeant comparativement dans l'eau la base de rameaux coupés, les uns garnis de feuilles, les autres réduits à un tronçon. Dans un cas (*Cratægus*), l'hypertrophie s'est produite exclusivement pour le tronçon sans feuilles.

Il faut donc admettre que la perte d'eau par la transpiration générale peut retarder ou empêcher absolument l'hypertrophie des lenticelles.

c. On sait que beaucoup de plantes cultivées en pots ne peuvent être changées de local sans perdre leurs feuilles. Ce phénomène semble causé par le changement de la transpiration. J'ai observé sur des pieds d'*Aralia Sieboldii* et de *Prunus Lauro-Cerasus*, transportés du dehors dans un appartement, une chute semblable des feuilles au bout de quelques jours. Cette chute a été accompagnée d'une hypertrophie de toutes les lenticelles. Hypertrophie si complète que la plupart s'étaient largement ouvertes et qu'elles durent se reconstituer profondément aux dépens de l'écorce sous-lenticellaire.

Pour d'autres plantes, l'effet fut nul ou bien moins marqué.

Nous reviendrons plus loin sur ce rapport inattendu que nous rencontrons ici entre la chute des feuilles et la prolifération lenticellaire (p. 200). Nous savons, du reste, que les lenticelles primaires tardives situées aux nœuds, signalées page 34, ne se développent qu'après la chute de la feuille; et que, d'autre part, les plantes à feuilles tardivement caduques ont des lenticelles tardives (Conifères, *Citrus*, *Laurus*, *Ilex*, etc.).

Il nous suffit de constater pour l'instant que ce rapport révèle l'existence de facteurs communs dont l'un au moins est évidemment le niveau d'hydrose intérieure. Ce niveau d'hydrose subit de plus fortes variations aux changements de saison. C'est donc à ces moments que l'on doit percevoir le plus nettement son influence sur les lenticelles (Voy. *Ébauches subéreuses*, p. 171).

.6° *Influence de la saison.* — Au printemps le feuillage manque, la transpiration est très faible, la poussée des racines est considérable, la plante tout entière tend à être sursaturée d'eau. C'est alors aussi que les lenticelles subissent leur plus fort accroissement, elles se gonflent toutes, souvent jusqu'à éclater complètement, comme nous l'avons signalé (p. 114). En été, au contraire, la transpiration est excessive, le sol souvent desséché fournit moins d'eau, toutes les lenticelles semblent avoir pris l'état de repos. Placées dans cet état en atmosphère confinée, elles ne s'hypertrophient pas. Mais en automne elles subissent probablement une dernière prolifération au moment de la chute des feuilles (p. 200) et avant de faire leur fermeture hivernale.

Ces variations, si sensibles sur les lenticelles adultes, sont plus particulièrement frappantes sur les toutes jeunes lenticelles, celles qui se forment soit sur les premiers entrenœuds, soit sur les derniers de chaque pousse annuelle. Je

les ai examinées sur le Sureau et sur bien d'autres plantes (Voy. *Ébauches subéreuses*, p. 171).

Pour le Sureau, les lenticelles apparues au premier printemps, sur les pousses de février, sont représentées par une masse considérable de cellules arrondies, mises librement au contact de l'air par une large surface : la formation d'une couche de fermeture par subérification y est tardive, elle apparaît sous une masse épaisse de cellules mortifiées. L'hypertrophie qui se produit ensuite sous cette couche de fermeture atteint un grand nombre de cellules corticales, si bien que, quoique faible pour chacune d'elles, la lenticelle s'ouvre encore largement.

Pour les lenticelles apparues sur les pousses les plus tardives (mai-juin), l'évolution des lenticelles qui naissent est bien différente. Un très petit nombre des cellules situées sous le stomate prend part à ce développement, et une subérification hâtive les saisit, souvent avant toute rupture. La prolifération beaucoup plus vite régulièrement radiale qui s'établit néanmoins au-dessous de cette fermeture subéreuse hâtive finit par la rompre, et l'hypertrophie qui suit la rupture ne porte guère que sur les cellules déjà sériées de la lenticelle. Ces cellules sont peu nombreuses, mais chacune d'elles s'hypertrophie beaucoup, et l'ouverture est aussitôt suivie d'une subérification hâtive au-dessus de ces cellules. Les différences entre ces lenticelles du début du printemps et celles du début de l'été sont tellement considérables, chez le Sureau, qu'on croirait avoir affaire à deux plantes différentes. Les premières semblent des lenticelles d'une plante herbacée, ou d'une racine, les dernières celles d'une plante franchement ligneuse.

On observe du reste des variations semblables pour le développement du périderme : tardif et très postérieur aux lenticelles dans le premier cas, hâtif et contemporain des lenticelles dans le second.

Remarque critique sur les recherches de Stahl. — Il est utile de remarquer ici que la grande variabilité du développe-

ment lenticellaire avec la saison, spécialement pour le Sureau, a induit Stahl en erreur. Pour étudier le développement d'une lenticelle, cet auteur avait cru légitime d'examiner les lenticelles successives d'une pousse nouvelle de Sureau depuis les plus jeunes situées au sommet jusqu'aux plus âgées situées à la base (Voy. Stahl, **15**, p. 565). La méthode était commode et semblait toute indiquée. En réalité elle est fautive. Car, à la base surtout (fig. 5 de Stahl), les lenticelles ont une structure spéciale, elles possèdent de nombreuses cellules comblantes arrondies, et une subérification si tardive qu'il n'en existait probablement pas trace à l'époque où Stahl a fait ses coupes. L'état représenté dans la figure 5 n'est pas la suite de l'état représenté à la figure 4 (où les cellules comblantes sont plus allongées), encore moins des précédentes; c'est l'état exceptionnel des toutes premières lenticelles. Et cette série de figures ne représente pas la succession véritable des états de développement.

Si Stahl n'avait étudié que les lenticelles nées un peu plus tard, en avril ou mai, par exemple, il aurait pu employer sa méthode en approchant beaucoup plus de la vérité parce que les lenticelles nouvelles sont alors moins différentes de celles qui les ont immédiatement précédées.

Résumé. — Il me paraît suffisamment établi par ce qui précède qu'il existe une corrélation entre le développement de chaque lenticelle et la transpiration générale ou plutôt avec l'état d'hydrose intérieure. La démonstration directe a été donnée (chap. V, II) et la démonstration indirecte aussi par des faits très variés. Le développement de chaque lenticelle dépend en effet d'abord du nombre total des stomates que porte la tige, puis du nombre des lenticelles ; il dépend aussi de l'existence de la chlorophylle dans l'écorce de la tige et surtout du développement foliaire ; il dépend enfin du milieu plus ou moins humide et de la saison.

Le lien essentiel qui établit des relations si diverses est certainement *le niveau d'hydrose intérieur de l'organe, car de*

ce niveau dépend directement l'hydrose propre de la lenticelle. Mais ce n'est pas le seul facteur. Il existe dans la plante une autre cause d'action dont l'importance est égale à celle de l'eau dans le développement propre de la lenticelle ; ce facteur est représenté par le contenu osmotique.

II. — Rôle des substances osmotiques.

1° *Courant constant de substances osmotiques.* — Les cellules du phelloderme contiennent toujours de l'amidon en abondance, c'est-à-dire une réserve devenant facilement génératrice de substances osmotiques. On observe en effet que tout le contenu amylacé disparaît quand une cellule s'hypertrophie. C'est qu'alors l'accroissement est très rapide. Quand au contraire l'accroissement est lent et progressif, comme ceci a lieu dans la région génératrice, l'amidon ne disparaît pas. On trouve toujours, au contraire, les cellules bourrées de cette substance, malgré l'augmentation progressive du volume total. Il apparaît donc sans cesse de nouvel amidon dans la région qui s'accroît, et ce fait est corroboré par la taille très petite des grains. *Il y a ainsi un apport constant de substances amylogènes vers la région en voie d'accroissement*, c'est-à-dire, en somme, de substances osmotiques. Cet apport peut provenir en partie de l'assimilation chlorophyllienne propre de la lenticelle, quand il s'agit d'une lenticelle aérienne. Mais cette source n'est pas la seule, car chez les lenticelles souterraines elle n'existe pas.

Il faut donc admettre dans la lenticelle un courant constant de substances osmotiques venant de l'intérieur et allant à la région génératrice. La quantité de substances formatrices qui est ainsi mise à la disposition des cellules est du reste toujours supérieure aux besoins de l'accroissement qu'elles subissent, sauf dans le cas d'hypertrophie.

Ce courant osmotique est de même sens que le courant transpiratoire et nous verrons que probablement il est favorisé par lui. Or nous avons observé un balancement entre

les lenticelles et tous les organes qui dépensent l'eau en la transpirant. On peut prévoir qu'un semblable balancement existe aussi pour les substances osmotiques entre tous les organes qui s'accroissent. Car une plante donnée ne possède dans son intérieur qu'une quantité déterminée de substances osmotiques. Ce balancement existe, en effet, je l'ai observé sur la tige de la Pomme de terre. Quand les tubercules de cette plante sont conservés hors du sol, ils donnent au printemps des pousses courtes, retenues par manque d'eau. Ces pousses sont souvent hérissées de lenticelles, surtout dans l'air humide. Quand, au contraire, le tubercule est planté, ses pousses normales, à croissance vive et considérable, n'ont absolument aucune lenticelle, même sur la partie enterrée. Il est impossible d'attribuer cet avortement complet à l'influence de l'eau, elle aurait agi en sens contraire. Mais on peut l'attribuer avec vraisemblance aux substances osmotiques ; sur les pousses courtes à végétation lente ces substances étaient peu employées, il en restait beaucoup pour les lenticelles ; sur les pousses longues à végétation rapide il y a eu au contraire disette de ces substances.

Les lenticelles luttent donc pour leur développement avec tous les organes en voie d'accroissement, comme elles luttent aussi avec tous les organes en voie de transpiration. Il en résulte qu'elles doivent lutter entre elles pour les deux causes à la fois et que l'étroite limitation des dimensions de la lenticelle est déterminée par la lutte pour les substances osmotiques aussi bien que par la lutte pour l'eau (p. 155). La lenticelle n'occupe jamais, en effet, qu'une petite portion de la surface, elle ne l'envahit pas à la façon du périderme, sauf dans des cas très rares et dans des conditions d'humidité excessive, où alors toutes les lenticelles et le périderme lui-même se transforment en un aérenchyme généralisé [tubercule de Pomme de terre (**34**), tige de Sureau, fruit de *Cucurbita* (**45**), tigelles de *Quercus*, etc. (**66**)].

2° *Grande richesse osmotique des cellules de la lenticelle.* —

Indépendamment de la circulation dont il est l'objet, le contenu osmotique mérite d'être considéré en lui-même. De Bary considérait comme remarquable l'hygroscopicité de la cellule lenticellaire (Voy. p. 134). Nous avons vu ce qu'il faut entendre par ce terme : la cellule lenticellaire est capable de prendre de l'eau aux cellules voisines avec une grande énergie et de s'accroître à l'air humide ou dans l'eau.

Nous avons montré que cette puissance d'absorption existe en tous temps ; c'est en prenant, en effet, sans cesse de l'eau dans les tissus environnants et en la cédant moins facilement à l'air, que les cellules de la lenticelle résistent aux pertes que leur fait subir leur transpiration propre ; et qu'elles peuvent s'arrondir et s'accroître, quand même cette transpiration n'est pas suspendue, et malgré la résistance mécanique des fermetures.

Cette grande puissance d'absorption et de résistance à la transpiration sont les indices directs d'un contenu osmotique très riche. *Il est extrêmement probable que cette richesse osmotique des cellules de la lenticelle est supérieure à celle des cellules voisines*. Toutefois, en dehors de déterminations directes, on ne peut affirmer le fait d'une manière absolue ; car si l'on peut affirmer strictement que, à l'état normal, les cellules de la lenticelle ont une *attraction osmotique actuelle* supérieure, cette supériorité peut provenir aussi bien d'une hypohydrose provoquée par la transpiration, que d'un contenu plus riche au point de vue osmotique. Néanmoins, je crois que l'hypothèse d'une richesse osmotique plus grande est fondée, car elle permet de comprendre un certain nombre de faits importants, en particulier l'existence d'ébauches particulières, et la localisation des lenticelles.

a. *Existence des ébauches lenticellaires*. — Toutes les fois que, par une quelconque des causes étudiées, la lenticelle se trouve en état d'hypohydrose, son développement est arrêté. Si l'arrêt a lieu dès le début, la lenticelle avorte ou se réduit à une ébauche. Les caractères des lenticelles ainsi

avortées par manque d'eau peuvent être résumées d'un mot: ce sont *des ébauches subéreuses*.

α. *Ébauches subéreuses.* — Caractérisées par un liège subérifié abondant, existant souvent seul, ces ébauches de lenticelles sont très voisines du vrai périderme. Elles n'en diffèrent que par leur phelloderme un peu plus épais, et par leur lieu de naissance. Du reste, tous les passages existent d'une part vers le périderme proprement dit, d'autre part vers les lenticelles bien constituées. On trouve en effet normalement de ces ébauches, chez toutes les plantes à lenticelles normales, au sommet des branches, c'est-à-dire sur tous les entre-nœuds tardifs (*Fraxinus excelsior*, *Coriaria myrtifolia*, *Sorbus torminalis*, *Acer Negundo*, *Cydonia vulgaris*, *Juglans regia*, *Quercus pedunculata*, *Pirus communis Aralia Sieboldii*). Mais alors elles se transformeront au printemps suivant en lenticelles bien constituées. Les ébauches qui apparaissent sous des stomates trop nombreux (*Prunus*, *Viburnum*, *Spiræa* avortent au contraire définitivement pour la plupart.

β. *Ébauches herbacées.* — Mais il existe une tout autre catégorie de lenticelles mal développées, fort différentes des précédentes, pour lesquelles l'avortement n'est plus essentiellement dû au manque d'eau. On pourrait leur donner le nom d'*ébauches parenchymateuses* ou d'*ébauches herbacées*, car elles sont surtout représentées chez les plantes herbacées. Leur structure est toujours très simple, la lenticelle est formée d'une masse de parenchyme arrondi ou polyédrique, méatifère, à cellules souvent non sériées, longtemps ou toujours limitée vers l'extérieur par l'épiderme distendu, ou par la couche équivalente. Plus tard, si une rupture se produit à la fin, la lenticelle se fait une fermeture rudimentaire le plus souvent par simple subérification des cellules externes, mais parfois aussi par du vrai liège. Mais souvent cette rupture même n'a jamais lieu. Toutes ces cellules sont généralement à parois minces, les méats qui les séparent sont très variables, tantôt grands, tantôt très petits. Ces

cellules sont plus grandes que celles des lenticelles normales, elles diffèrent moins par la taille du parenchyme voisin, une couche de rajeunissement n'y est souvent pas distincte parce que les cloisonnements s'opèrent çà et là dans toutes les cellules, C'est un état prolenticellaire prolongé.

On trouve du reste tous les intermédiaires entre ces ébauches herbacées et des lenticelles ordinaires bien constituées : c'est ainsi que les lenticelles de Mélilot (*Melilotus alba*), de Luzerne (*Medicago sativa*) ont des lenticelles presque parfaites, quoique les cloisonnements y soient peu ou point localisés dans une couche particulière (fig.6 et 7, Pl. I). Ailleurs les lenticelles sont bien plus imparfaites et l'on peut même suivre, par une série d'intermédiaires, le passage des ébauches bien nettes à de simples renflements parenchymateux de moins en moins distincts. L'étude des bourrelets qui existent chez les plantes herbacées, sur la tige aux nœuds basilaires, ou sur la racine à la base des radicelles, est instructive à cet égard.

Dans certains cas ces bourrelets, alors très visibles et souvent volumineux, sont vraiment le siège de belles lenticelles herbacées. Dans d'autres, fort nombreux, les bourrelets existent encore et leur nature lenticellaire peut se reconnaître en provoquant l'hypertrophie à l'air humide. Mais dans un grand nombre de plantes herbacées, surtout parmi celles de petite taille, ces bourrelets n'existent pas ou se réduisent à de simples renflements parenchymateux non hypertrophiables à l'air humide.

Ces ébauches herbacées sont plus fréquentes sur les organes souterrains ou près du sol, mais on les rencontre aussi sur les organes aériens. Ce sont elles qui constituent les lenticelles des pétioles des plantes ligneuses (Voy. p. 52) reconnues par Müller (**19**), chez presque toutes les espèces qu'il a examinées. Ce sont elles encore qui existent sur la tige de *Begonia* (*Begonia Rex*) où elles sont magnifiquement développées sous un groupe de stomates, et sur les pousses courtes que les tubercules de Pomme de terre conservés

hors du sol donnent spontanément au printemps ; elles sont dans ce dernier cas petites et très serrées, chacune naît sous un stomate. Ce sont elles enfin qui existent sur la tige de diverses plantes ligneuses sans lenticelles primaires normales, de la Vigne surtout.

Dans cette dernière plante il naît une ébauche sous chaque stomate, et on en rencontre de relativement très développées. Chacune d'elles est constituée par un parenchyme peu méatifère, dont les cellules s'accroissent lentement en soulevant l'épiderme et subissant de temps à autre un cloisonnement. Le développement est arrêté avant l'apparition du périderme profond qui va exfolier toute l'écorce avec ces ébauches de lenticelles. Aucune subérification n'y apparaît, mais une lignification assez considérable se produit dans les ébauches les plus développées (1).

b. *Causes de l'avortement dans les ébauches herbacées.* — On peut affimer que les avortements dans les ébauches herbacées ne sont pas dus essentiellement au manque d'eau, car :

α. Leur structure est profondément différente des ébauches subéreuses qui représentent les lenticelles vraiment avortées par hypohydrose.

β. On trouve des ébauches herbacées sur les pétioles des plantes ligneuses souvent très près de lenticelles très bien conformées situées sur le nœud. Il est peu probable

(1) D'Arbaumont (20) a signalé et décrit sur la tige d'*Ampelopsis* des protubérances bizarres, petites sphérules blanches translucides de 1 millimètre environ de diamètre, ayant chacune un beau stomate au sommet. Ces sphérules précèdent les vraies lenticelles. Elles existent aussi chez les *Vitis* et ont encore un stomate au sommet, non aperçu par M. d'Arbaumont. Mais ce n'est qu'une ébauche de lenticelle qui leur succède. Ces formations résultent d'une prolifération du parenchyme sous-stomatique avec distension énorme et cloisonnement de l'épiderme entourant le stomate. Quoique le tissu ainsi formé soit sans méats, on doit regarder ces singulières formations comme de vraies ébauches lenticellaires à évolution simplement modifiée. Elles existent chez d'autres plantes, dans les serres. Les verrues signalées par Trecul (14) sur la tige de *Philodendron crinipes*, et qui possèdent chacune un stomate à leur sommet, diffèrent moins des vraies lenticelles, car le tissu qui les constitue est riche en air contenu dans des méats bien développés.

que l'hypohydrose des deux régions soit extrêmement différente.

γ. Quand la tige des plantes herbacées possède des stomates très peu nombreux, il ne se produit néanmoins aucune lenticelle bien développée sous ces stomates (p. 160).

δ. Les caractères particuliers des ébauches herbacées peuvent apparaître même sur les plantes ligneuses à lenticelles ordinairement bien conformées. Les lenticelles nouvelles, formées sur les premiers entre-nœuds du printemps, sont dans ce cas. Il en est de même en tout temps des lenticelles de la racine, mais à un degré bien moindre. Or ces caractères *herbacés* apparaissent justement dans des conditions où l'eau arrive plus abondamment aux cellules que dans les lenticelles bien conformées.

Les faits précédents, que nous aurions pu multiplier, prouvent amplement que le défaut d'eau n'est pas le seul facteur de l'avortement des lenticelles. Il doit manquer autre chose aux cellules dans un grand nombre d'ébauches lenticellaires, sans doute une puissance osmotique suffisante. L'absence de ce facteur essentiel est certainement la cause unique ou principale de l'absence de lenticelles chez la plupart des Monocotylédones et des Cryptogames vasculaires, car on trouve çà et là des lenticelles dans ces grands groupes (p. 9). Il en est de même *a fortiori* pour les Dicotylédones sans lenticelles (p. 10).

Quelle que soit du reste la nature de ce facteur de la prolifération lenticellaire, nous devons reconnaître qu'il a des rapports avec tous les autres genres de prolifération qui peuvent se produire dans la plante, surtout avec la production des tissus secondaires. Ce sont en effet les plantes ligneuses capables de produire un périderme bien développé qui produisent le plus communément des lenticelles bien développées. Toutefois, comme l'a remarqué Stahl (15), les lenticelles manquent, *ou plutôt sont réduites à l'état de simples plages péridermiques poreuses* (Klebahn,

31), quand le périderme tombe périodiquement (*Vitis*, *Clematis*, *Lonicera*).

c. *Existence de conditions locales favorisant le développement lenticellaire.* — Stahl (15, p. 611) insiste d'autre part sur la formation constante des lenticelles aux endroits où elles avaient disparu par suite de la chute de l'écorce. Ceci ne peut se produire que parce que des cellules de parenchyme ordinaire acquièrent la puissance de prolifération et toutes les propriétés des cellules lenticellaires. *Ces propriétés seraient dès lors un résultat direct de la situation, elles n'appartiendraient pas à la nature même de la cellule lenticellaire.*

J'ai tenté de vérifier cette proposition par la voie expérimentale. Sur diverses plantes, j'ai enlevé complètement la lenticelle avec une portion épaisse de parenchyme sous-lenticellaire, sous forme de copeau.

J'ai marqué avec soin, sur la blessure, la place au-dessus de laquelle se trouvait auparavant la lenticelle. Au bout de quelque temps, après la cicatrisation, j'ai vu une nouvelle lenticelle naître exactement à la place de l'ancienne (*Pelargonium zonale*, *Aralia Sieboldii*, *Sambucus nigra*, *Aucuba japonica*, *Cerasus Lauro-Cerasus*). Si la blessure atteint le bois, il apparaît des lenticelles sur le bourrelet cicatriciel, aussi près que possible de la place occupée par l'ancienne. L'expérience se répète du reste naturellement, mais plus imparfaitement, dans les cas si fréquents où il y a eu mort et exfoliation totale de l'ancienne lenticelle (p. 115). Ce phénomène est déterminé par une ouverture subite et très large, il est suivi de la formation d'une lenticelle nouvelle entièrement formée aux dépens du tissu sous-lenticellaire.

La lenticelle est donc déterminée à se reformer par sa situation, ce sont des conditions internes qui provoquent son apparition aux dépens du tissu sous-lenticellaire.

Ce sont évidemment des conditions semblables qui président à la première naissance de la lenticelle, et il est intéressant de remarquer que, pour les lenticelles primaires,

ces conditions apparaissent étroitement localisées par un organe (stomate, racine, cicatrice foliaire ou bourgeon) (p. 78). Toutefois ce rapport n'est pas tellement étroit que toute naissance d'organe soit accompagnée de la formation d'une ou plusieurs lenticelles.

Sur des boutures aquatiques de Saule, de Sureau, etc., ayant produit des racines adventives et des pousses, j'ai observé tous les cas possibles parfois réunis sur le même sujet. On y observait en effet :

α. Des lenticelles nouvelles développées à la base des racines adventives.

β. Des lenticelles nouvelles entièrement indépendantes.

γ. Des lenticelles développées à la base des pousses.

δ. Des pousses développées sans apparition de lenticelle.

ε. Des racines également sans lenticelles.

Ces faits montrent nettement qu'il y a souvent relation, mais souvent aussi indépendance. C'est la rencontre fortuite de relations constantes chez les boutures d'un Saule qui avait porté de Candolle à généraliser trop vite un fait fort intéressant en lui-même, et à regarder les lenticelles comme des *bourgeons de racines*. C'est la vue d'exceptions très fréquentes qui a porté Hugo Mohl, Unger et tous les auteurs qui ont suivi, à nier une relation pourtant évidente, quoique non constante, et dont nous avons établi la généralité et l'importance pour les lenticelles primaires de la racine. Nous avons du reste déjà signalé l'avortement fréquent des lenticelles à la base des radicelles, et surtout à la base des bourgeons (p. 33 et 77).

Si nous remarquons d'autre part que les lenticelles naissent toujours au niveau même où s'établit le périderme ; qu'elles sont plus abondantes sur les tissus cicatriciels et au fond des crevasses du rhytidome, nous *pouvons dire que la transformation d'un parenchyme ordinaire en parenchyme lenticellaire tend à avoir lieu de préférence aux points où existe une activité végétative particulière* (lieu de naissance d'un membre ou d'un tissu secondaire).

Explication de ces faits par une richesse osmotique plus grande. — Essayons de voir maintenant si l'hypothèse émise à la page 169 concernant une richesse osmotique plus grande dans les cellules de la lenticelle qu'ailleurs, peut rendre compte des faits précédents.

1° L'existence, la lente évolution et la structure particulière des lenticelles herbacées s'expliquent facilement par une richesse osmotique moindre que dans les lenticelles ordinaires.

2° La naissance de la lenticelle de préférence aux foyers de prolifération s'explique facilement par ce fait que les substances nutritives et osmotiques y affluent toujours. Car la naissance ou la réapparition d'une lenticelle se produit toujours aux dépens d'un parenchyme ordinaire qui acquiert alors des propriétés nouvelles.

A défaut de la preuve directe, *nous admettrons donc que la lenticelle possède un contenu osmotique plus riche que celui des tissus voisins.*

Résumé et conclusions. — Nous avons reconnu qu'il existe un courant constant de substances osmotiques vers la lenticelle en voie d'accroissement.

Les lenticelles luttent entre elles non seulement pour l'eau, mais aussi pour les substances osmotiques que contient la plante. Le principal résultat de cette double lutte est la limitation étroite des dimensions de la lenticelle. Grâce à leur contenu osmotique, les cellules de la lenticelle exercent sur l'eau une attraction supérieure à celle des tissus voisins. Nous avons essayé de démontrer que cette attraction osmotique supérieure est due à une richesse osmotique réellement plus grande. C'est par cette hypothèse, en effet, qu'on explique le plus facilement : 1° l'existence et la structure des ébauches herbacées ; 2° l'existence de conditions locales, dans la plante, favorisant l'apparition ou la réapparition des lenticelles. En tous cas, il est certain que la cellule lenticellaire ne diffère par rien de fondamental des

autres cellules de la plante, puisque un parenchyme quelconque peut se transformer en parenchyme lenticellaire.

Nota. — Ces divers faits permettent de soupçonner dans l'intérieur de la plante des différences de niveaux osmotiques analogues à celles que présente l'hydrose générale. La cause initiale des différences si nombreuses entre les plantes ligneuses et les plantes herbacées est à chercher de ce côté.

CHAPITRE VIII

PHYSIOLOGIE DE L'ACCROISSEMENT DE LA LENTICELLE

Nous possédons maintenant les éléments nécessaires pour étudier la physiologie de l'accroissement de la lenticelle.

I. — Prolifération.

1° *Pourquoi la prolifération d'abord générale se localise-t-elle?* — A l'origine toutes les cellules de la très jeune lenticelle sont également capables de croître et de se cloisonner. C'est là une propriété fondamentale de la cellule lenticellaire. Elle n'est jamais adulte qu'en apparence, elle peut toujours reprendre son accroissement primitif. Nous en avons pour preuve à toute époque la simultanéité des cloisonnements à plusieurs niveaux et les déplacements si fréquents de la couche génératrice. Quand la cellule est devenue vraiment incapable de proliférer, c'est qu'elle a subi une altération grave et très visible, hypertrophie ou scléro-subérification.

Cet état prolenticellaire, caractérisé par ses cloisonnements confus à tous les niveaux, se prolonge du reste plus longtemps chez les plantes herbacées, sur les pétioles des plantes ligneuses, etc. Mais chez toutes les plantes, les cloisonnements arrivent à s'orienter, en se localisant suivant une lame concave en forme de cuvette. Cette lame comprend trois à une assises. On ne trouve au dehors d'elle que des

cellules mortes ou devenues incapables d'accroissement et qui forment une sorte d'enclave. C'est au pourtour de cette enclave que la prolifération est le plus active, quoiqu'elle subsiste souvent encore à l'état confus dans les parties profondes.

D'où vient cette localisation étroite de l'accroissement et des cloisonnements *dans une région aussi externe que possible?* Évidemment d'une action spéciale du milieu extérieur, mais quelle est la nature de cette action ?

Quand une lenticelle s'hypertrophie, le gonflement porte tout d'abord sur les cellules externes, justement celles qui se cloisonnaient. Puis il atteint les cellules sous-jacentes et se propage de proche en proche en direction centripète. La marche reste la même, quelle que soit la cause de l'hypertrophie, arrêt de transpiration ou décompression subite par rupture des fermetures. Dans ce dernier cas, la transpiration n'est pas suspendue, elle frappe plus fortement les cellules les plus extérieures. Si donc, malgré cela, ces cellules externes se gonflent avant les autres, c'est, ou bien qu'elles absorbent l'eau avec plus d'énergie, ou bien que les résistances mécaniques y sont beaucoup moindres. Examinons ces deux hypothèses.

a. ***Richesse** osmotique localement plus grande.* — Nous avons déjà noté l'existence dans les lenticelles d'un courant constant de substance amylogène vers les régions qui s'accroissent, c'est-à-dire vers l'extérieur. Ce courant ne peut être dû aux besoins d'accroissement, car il les surpasse de beaucoup, il détermine toutes les cellules à se remplir d'amidon, celui-ci se forme sans cesse dans la région qui s'accroît. Quelle est la cause de ce courant ?

Nous savons par les recherches de Palladine et Jumelle (**57**, **60**, **61**) que les organes qui transpirent sont plus riches en substances osmotiques. Il est donc probable qu'un semblable entraînement existe aussi dans les lenticelles. C'est la transpiration qui serait la cause du courant.

Si nous admettons qu'il en est ainsi, nous en déduisons les conséquences suivantes :

α. Les cellules les plus externes transpirant le plus doivent finalement être les plus riches en substances osmotiques. Elles absorbent l'eau avec plus d'énergie, et s'accroissent en se cloisonnant plus que les autres. Si l'accroissement est tout à fait localisé dans une assise, cette assise est la plus externe et le cloisonnement est nettement centrifuge.

β. La lenticelle reste donc nécessairement un organe toujours superficiel, sa région formatrice étant toujours aussi externe que possible ; elles peuvent par contre-coup résister à cette transpiration elle-même, prendre de l'eau dans les cellules voisines, s'arrondir et s'accroître avec plus d'énergie.

γ. La puissance osmotique particulière que nous avons été portés à admettre plus haut pour les cellules de la lenticelle est entretenue et augmentée dans toutes ces cellules par la transpiration dont ces cellules sont le siège.

b. *Résistances mécaniques moindres.* — On peut aussi admettre que, si ce sont les cellules les plus externes qui s'accroissent, le fait résulte simplement de ce que les résistances mécaniques y sont moindres que partout ailleurs. Cette cause agit très certainement, car, dans plusieurs cas, j'ai vu se produire des cloisonnements spéciaux (profonds, obliques, etc.) qui reconnaissaient évidemment pour cause une diminution locale de résistance. Pourtant il nous semble impossible d'attribuer à cette cause seule la localisation si habituelle de l'accroissement à l'extérieur. Dès que les lenticelles sont un peu larges, cette cause devrait agir moins énergiquement, et pourtant on ne perçoit aucune différence.

On peut aussi supposer que les parois des cellules externes sont plus extensibles. Elles le sont certainement en effet, car l'accroissement les rend plus minces. Mais c'est là un effet et non une cause de l'accroissement. En hiver cette minceur disparaît, et pourtant au printemps ce sont ces mêmes cellules qui grandissent les premières, le plus souvent du moins.

La cause principale de la localisation du lieu d'accroissement dans une lame méritant le nom de couche génératrice semble donc être la puissance osmotique plus forte du contenu des cellules de cette couche ; grâce à cette puissance osmotique, ces cellules attirent fortement l'eau des couches sous-jacentes et deviennent *le lieu de turgescence maxima*.

2° *Déplacement de la région génératrice.* — Cette couche est normalement aussi externe que possible. Mais diverses causes peuvent déplacer le lieu du maximum de turgescence, et par conséquent le lieu des cloisonnements. Parfois, ce déplacement se produit sans cause visible. Je possède plusieurs coupes faites au printemps qui montrent le fait avec netteté (*Quercus*, *Tilia*, *Salix*). La couche génératrice primitive n'est plus distincte, ses cellules s'étant arrondies et épaissies sont devenues semblables à celles du phelloderme. Or l'on aperçoit dans certaines files cellulaires, en plein phelloderme, une cellule fortement gonflée dans le sens radial. On voit, à côté, d'autres cellules situées au même niveau et également gonflées, mais de moins en moins, si bien qu'à peu de distance le gonflement est inappréciable. C'est dans cette plage que l'on voit s'établir les nouveaux cloisonnements. Ceux-ci rejettent donc au dehors des cellules adultes qui n'ont subi aucune transformation.

Mais il s'agit là d'un phénomène exceptionnel, les déplacements de la région génératrice sont presque toujours accompagnés d'une altération profonde des cellules qui se cloisonnaient, soit par hypertrophie, soit par scléro-subérification des parois. Or l'hypertrophie est due à un excès d'absorption, tandis que la scléro-subérification est due à un excès de transpiration. Excès d'eau ou défaut d'eau, hyper ou hypohydrose, agissent donc de la même manière : par la transformation centripète définitive des cellules de la région génératrice et d'une portion du phelloderme, ils permettent à des cellules plus profondes de croître en se cloisonnant, et déplacent ainsi la région génératrice.

3° *Sens de la prolifération.* — Ce sont ces mêmes actions qui dirigent le sens de la prolifération dans la couche génératrice elle-même. Le fait que cette couche génératrice tend toujours à être aussi extérieure que possible la porte à ne produire des cellules que vers l'intérieur, c'est-à-dire à épaissir de plus en plus le phelloderme. Toutes les fois en effet qu'un cloisonnement vient de se produire, donnant deux cellules, la cellule interne tend à passer à l'état de repos, tandis que l'externe tend à se cloisonner encore. Cependant, lorsque cette assise vient de prendre naissance dans une région profonde, elle donne tout d'abord à l'extérieur soit des cellules subérifiées, provoquées par hypohydrose trop forte (lenticelles aériennes), soit des cellules hypertrophiées, provoquées par hyperhydrose (lenticelles aquatiques). Dans ce dernier cas la prolifération peut rester longtemps ou toujours centrifuge, la lenticelle a peu ou point de phelloderme, c'est une portion d'aérenchyme.

Les conditions optimales de l'accroissement de toute la lenticelle, comme de chacune de ses cellules, correspondent donc à un équilibre convenable concernant l'arrivée de l'eau et son départ ou son emploi. Hypo ou hyperhydrose sont également défavorables, il y a entre les deux une hydrose spéciale qui favorise le plus l'accroissement. Cette hydrose optimale est réalisée dans une couche particulière, au-dessus de laquelle l'hypo ou l'hyperhydrose a définitivement altéré les cellules dans leur faculté d'accroissement, tandis qu'au-dessous il y a une hyper ou une hypohydrose moins favorable au moment considéré.

Nota. — L'étude que nous venons de faire présente un intérêt qui dépasse la question étroite des lenticelles. Elle nous fait suivre pas à pas l'apparition et le sens d'accroissement des méristèmes secondaires très aplatis, étroitement localisés en *couches génératrices*. Elle fait remonter ces phénomènes d'accroissement à leurs causes physiologiques. C'est une contribution à l'*Histophysiologie*.

II. — Évolution continuelle.

1° *Ses causes générales.* — La puissance de prolifération de la lenticelle n'est pas seulement influencée indirectement par la transpiration, qui entraînerait vers ses cellules des substances osmotiques. Cette transpiration a un effet plus direct et contraire. A mesure, en effet, que la prolifération produit sans cesse de nouvelles cellules, bon nombre de celles-ci, soumises à une transpiration trop forte, meurent ou se transforment définitivement. Il y a donc lutte entre deux phénomènes contraires, entre la prolifération et la cicatrisation, et cette dernière est toujours causée par hypohydrose. La prolifération tend sans cesse à ouvrir la lenticelle ; la cicatrisation tend sans cesse à la fermer. *La lenticelle est ainsi un organe en adaptation continuelle, qui rompt à chaque instant son adaptation et qui pourtant se réadapte aussitôt.* C'est là le propre de l'évolution continuelle dont elle est le siège, et c'est un des aspects les plus curieux de ces organes qu'ils varient continuellement même quand les conditions extérieures sont uniformes. Cette variation est la résultante d'un conflit d'actions indépendantes.

2° *Causes particulières de l'évolution dans chaque type de structure.* — Nous avons vu les causes de ces continuelles ruptures d'équilibre, elles résident dans les ruptures successives des couches subérifiées qui ferment la lenticelle. Les ruptures sont d'autant plus brusques que ces fermetures sont plus minces et plus homogènes (premier type de structure) ; elles sont d'autant plus graduelles que les fermetures sont plus épaisses et moins cohérentes (deuxième type de structure).

Examinons donc, au point de vue physiologique, quelles sont les causes qui déterminent l'épaisseur et la structure des couches de fermeture.

a. *Fermetures minces et homogènes.* — Elles sont formées

par du vrai liège. La subérification se porte sur de très jeunes cellules, à peine formées, avant que les méats aient eu le temps de se former ou de grandir. La lame ainsi produite n'est donc pas poreuse, ou elle l'est à peine, elle arrête très efficacement les pertes d'eau par transpiration. C'est pourquoi aussi elle reste mince; les cellules sous-jacentes ne se subérifient pas parce que leur transpiration n'est pas assez forte. A l'abri de cette fermeture mince mais très homogène et très peu perméable, la prolifération continue dans le sens purement centripète (p. 113), engendrant du phelloderme et soulevant les fermetures (alors au nombre d'au moins deux), jusqu'à ce que la pression produite soit suffisante pour provoquer la rupture brusque de la fermeture la plus externe. Aussitôt a lieu la rapide succession de phénomènes décrits page 111.

On voit la série d'effets devenant causes, que met en jeu cette faculté spéciale qu'a la cellule des lenticelles du premier type de se subérifier quand elle est encore très jeune, avant d'avoir eu le temps de s'arrondir. C'est à elle qu'est due l'évolution à grandes variations des lenticelles du premier type de structure.

b. *Fermetures épaisses et poreuses.* — Pour les lenticelles du deuxième type cette sensibilité est un peu moindre, les cellules jeunes ont le temps de s'arrondir avant de se subérifier, et cela suffit pour imprimer une allure toute différente à l'évolution. En effet, les cellules s'étant arrondies sont séparées par des méats qui maintiennent une facile communication avec le dehors; la transpiration de la couche génératrice se maintient donc aussi en partie, entraînant par hypohydrose continuelle la subérification continuelle de cellules nouvellement apparues. Il apparaît ainsi beaucoup de cellules subérifiées, elles forment d'épaisses couches dans lesquelles il ne s'opère d'ordinaire qu'une rupture partielle, purement extérieure, et qui ne gagne que lentement et progressivement vers l'intérieur. C'est pourquoi l'évolution est aussi très graduelle, sans sauts brusques.

La structure et l'évolution spéciale de chaque type de lenticelle sont ainsi ramenées à la lutte de deux modifications hâtives de la jeune cellule : son arrondissement et sa subérification. Selon que l'une ou l'autre s'effectue la première, la lenticelle a une structure et une évolution complètement différentes.

III. — Adaptation aux conditions externes et internes.

1° *Causes de l'adaptation.* — La lenticelle est aussi un organe qui s'adapte continuellement aux conditions extérieures et intérieures. L'influence des conditions extérieures paraît presque toujours se rapporter à l'hydrose propre de la lenticelle et agit à la fois directement et indirectement : *directement, en réglant les pertes d'eau de la lenticelle par la transpiration propre de ses cellules; indirectement, en modifiant l'hydrose générale qui règle ses gains par absorption.*

Le résultat de cette double action est souvent dans le même sens, mais la concordance n'a pas toujours lieu, et il en résulte alors un conflit. C'est ainsi par exemple qu'un excès d'hydrose générale, en provoquant la rupture totale des fermetures, détermine par contre-coup une transpiration excessive pour la lenticelle; si bien que ses pertes dépassent de beaucoup ses gains et qu'elle est obligée de rejeter ou de transformer une grande partie ou la totalité de ses cellules (p. 115 et 150).

C'est ainsi encore que des lenticelles plongées sous l'eau peuvent rester longtemps sans s'hypertrophier (p. 155), parce qu'il y a hypohydrose générale. Et c'est à une semblable hypohydrose générale que nous devons attribuer la présence accidentelle de liège dans des lenticelles submergées naturelles (p. 141 et 163).

Néanmoins on peut dire qu'ordinairement les actions directes et indirectes des conditions extérieures sont dans

le même sens et s'ajoutent pour donner à la lenticelle sa structure particulière.

a. *Adaptation au milieu.* — Dans l'air la transpiration est souvent forte, elle détermine toujours une forte hypohydrose locale quand il y a rupture, les couches de liège sont hâtives et épaisses, la subérification est forte. Mais il existe aussi une hypohydrose générale de l'organe portant les lenticelles aériennes, d'où absorption plus difficile pour la lenticelle et phelloderme d'autant plus mince que la transpiration générale est plus active.

Dans le sol ce n'est pas tellement l'eau qui manque que les substances osmotiques, probablement parce que la transpiration est très affaiblie (p. 179) et que l'assimilation chlorophyllienne des cellules lenticellaires fait défaut. Dès que la couche génératrice a fait une mince fermeture, toute son activité se porte sur la production du phelloderme; celui-ci devient très épais mais peu riche en substances osmotiques, peu hypertrophiable par conséquent, et ne donnant que des cellules comblantes courtes et arrondies.

Dans l'eau enfin la transpiration propre de la lenticelle est nulle, il y a d'ordinaire hyperhydrose partout, la subérification ne peut s'établir, et la couche génératrice engendre sans cesse à l'extérieur des cellules hyperhydres énormes. Toute son activité étant dépensée de ce côté, le phelloderme est nul ou très mince.

b. *Influences de la saison.* — Nous avons indiqué plus haut quelle est l'influence de la saison sur la structure et sur l'évolution de la lenticelle jeune ou adulte. L'influence principale est certainement celle de l'eau : hyperhydrose au printemps, parce que les transpirations lenticellaire et générale sont faibles quand la poussée des racines est déjà puissante; hypohydrose en été, parce que les conditions sont inverses.

Mais il est certain que la saison agit aussi par la température, et cette action est encore ici directe et indirecte. Directe en provoquant l'accroissement de la lenticelle, ou

en l'arrêtant. Indirecte en permettant la production plus ou moins abondante des substances osmotiques dans toute la plante. C'est à cette cause que seraient dues les différences de taille des cellules comblantes. Il ne semble pas exister d'action de la température sur la structure de la lenticelle. Cette action se réduit à celle qu'a la température sur tous les accroissements, elle règle la vitesse, non le processus de l'accroissement.

Klebahn (31), Zahlbrückner (32) ont reconnu que les lenticelles adultes se remettent à croître, au printemps, à peu près en même temps que le cambium, et au moment où les nouvelles feuilles s'épanouissent. Klebahn a du reste montré que cette époque n'est pas la même sur les diverses régions, le réveil est plus prompt au sommet des branches, il est de plus en plus tardif à mesure qu'on descend. L'auteur a trouvé cependant des irrégularités, et d'autre part il se trompe certainement quand il place le réveil du développement lenticellaire de l'*Ampelopsis* en juin seulement; je l'ai observé pour cette plante dès le mois d'avril.

c. *Adaptation aux conditions internes.* — Nous avons établi dans la seconde partie du chapitre précédent (p. 168) qu'il existe certainement à l'intérieur de la plante des conditions autres que celles de l'hydrose qui agissent sur le développement des lenticelles. Nous avons admis, en particulier, qu'il existe un niveau osmotique plus ou moins élevé dans la plante. Mais ce niveau osmotique, de même que les autres conditions internes, ne manifeste guère de variations. C'est à de telles variations pourtant qu'il faut attribuer le balancement observé sur les pousses de pomme de terre (p. 169). C'est à elles aussi que serait dû le rapport établi par de nombreuses comparaisons (p. 26 et 56) entre la vigueur de végétation et le développement lenticellaire (nombre et taille des lenticelles).

Mais il est inutile de rechercher des faits de variations pour pouvoir affirmer que la lenticelle s'adapte aux condi-

tions internes. L'adaptation se fait toujours, dès la naissance, même quand les conditions ne varient pas. Tous les faits relatés dans ce mémoire le prouvent surabondamment sans qu'il soit utile de les passer en revue pour le prouver.

IV. — Physiologie de la cellule lenticellaire.

1° *Forme et accroissement.* — Arrondie malgré les pressions externes et la transpiration propre ; capable de se remettre à croître si on la décomprime (**68**) ou si on diminue sa transpiration, la cellule lenticellaire possède, comme nous l'avons dit, une remarquable puissance d'accroissement. Cette puissance semble due à une richesse osmotique particulière, entretenue elle-même par la transpiration locale qui s'y effectue (p. 179). Toutefois elle ne se manifeste pas partout à la fois en temps ordinaire. La grande masse des cellules qui forment le phelloderme ne s'accroissent pas, quoiqu'elles en soient capables. La capacité d'accroissement y est suspendue par compression ou par turgescence insuffisante. Quand la cellule s'accroît, son accroissement est limité ou illimité. Limité quand il s'effectue par excès d'eau, il donne alors des cellules hyperhydres grandes et à parois minces, à contenu clair, qui peuvent vivre quelque temps encore, mais qui ne s'accroîtront plus jamais. Ces cellules contenaient de l'amidon avant leur hypertrophie, cet amidon est dissous et la taille atteinte finalement paraît en rapport avec la quantité d'amidon disponible.

L'accroissement illimité est toujours lent, il correspond à une extension graduelle de la paroi cellulaire, accompagnée de temps à autre par un cloisonnement. La taille atteinte par les cellules produites est ainsi toujours limitée, et plus les cloisonnements sont actifs, plus cette taille est petite.

Les grains d'amidon sont aussi plus petits dans les cellules en voie d'accroissement, mais ils y sont toujours

abondants, ce qui montre qu'il s'en forme sans cesse de nouveaux. Nous nous sommes appuyé sur ce fait pour montrer qu'il y a un apport continuel de substances osmotiques en même temps que d'eau dans les cellules génératrices ; c'est cette absorption continuelle et harmonique qui entretient la puissance de prolifération. De l'oxalate de chaux en macles ou en cristaux est répandu dans les cellules voisines et témoigne de l'activité des transformations des substances plastiques.

La paroi de la cellule lenticellaire possède dès sa naissance une lamelle moyenne très peu résistante comme le montre l'apparition hâtive des méats, et leur agrandissement ultérieur considérable. Cette paroi est plus élastique suivant la direction radiale (Klebahn, **31**, p. 577). Elle est aussi plus extensible suivant cette direction, c'est-à-dire capable de s'accroître en surface. La membrane peut aussi s'épaissir, mais en général cet épaississement reste faible pour les parois purement cellulosiques. Il peut être fort, au contraire, quand la paroi s'est modifiée chimiquement.

2° *Extensibilité de la paroi.* — On est porté à considérer d'ordinaire l'extensibilité comme une propriété particulière de la paroi des cellules en voie de croissance, propriété qui disparaît complètement chez les cellules adultes. Mais cette notion est tout à fait insuffisante ou superflue à l'égard des lenticelles, puisque leurs cellules ne sont jamais adultes qu'en apparence. Elles peuvent rester fort longtemps sans croître, et tout à coup elles grandissent, souvent très vite et d'une manière considérable. Quelle est donc la cause qui suspend si longtemps l'extensibilité, quelle est celle qui tout à coup la met en jeu? Nous avons établi expérimentalement que l'eau, en défaut ou en excès, suffit pour produire ces deux effets contraires. Or l'eau n'agit évidemment qu'en modifiant la turgescence, c'est-à-dire la tension de la paroi. Puisque donc il suffit d'augmenter un peu cette tension de turgescence pour qu'une paroi sans croissance

se remette à croître, c'est que *l'extensibilité de la paroi n'apparaît que pour un minimum de tension.* Tant que la paroi n'est pas tendue par un effort minimum, cette paroi est seulement élastique, elle ne s'étend pas véritablement. Quand cet effort minimum est dépassé, la paroi s'étend, elle subit son accroissement en surface (1).

Du reste, une diminution des pressions externes produit exactement le même effet, car la tension de la paroi n'est que la différence entre les pressions qui existent à l'intérieur de la cellule et en dehors. Nous avons vu, en effet, (p. 111) que l'hypertrophie se manifeste surtout après la rupture d'une fermeture.

Quant à la valeur de cette tension minima, elle varie nécessairement avec l'épaisseur de la paroi. Elle est d'autant plus faible que la paroi est plus mince. A ce titre, il est intéressant de noter que durant l'accroissement rapide d'une cellule en hypertrophie, sa paroi s'amincit beaucoup ; la résistance de cette paroi diminue donc, de telle sorte que l'extension continue même avec une turgescence très affaiblie. Mais, par contre-coup, l'affaiblissement de la turgescence et la dilution du contenu cellulaire arrêtent la nutrition et tout développement ultérieur. Dans ce cas donc l'accroissement est limité par les conséquences secondaires d'une extension rapide et excessive.

3° *Différenciation chimique.* — La paroi de la cellule lenticellaire est capable de subir des transformations chimiques. *Ces transformations correspondent toujours à une perte d'eau*, ordinairement par excès de transpiration. Ce sont la cutinisation, la subérification et la lignification. Toutes ces transformations sont individuelles, mais plus particulièrement les deux premières.

(1) On peut exprimer la même chose en disant que la paroi présente un maximum de résistance. Cette notion est certainement générale et je la crois importante. Mais il faut ne pas oublier que l'extension de la paroi nécessite toujours l'intervention du protoplasma, ce n'est pas une extension purement mécanique.

a. *Cutinisation.* — La formation d'une couche externe de cutine a été signalée page 81, pour les jeunes lenticelles sous-stomatiques de plantes diverses. La cuticule s'étend le long des méats autour de chaque cellule à mesure qu'elles se séparent. Mais elle n'apparaît pas sous terre (*Populus*), ni sous l'eau.

b. *Subérification.* — La subérification répond toujours au dépôt d'une lame de subérine au-dedans de la paroi cellulosique (Von Hönel, **23**; Klebahn, **31** ; Van Wisselingh, **46**; Gilson, **47**). Elle atteint soit de jeunes cellules, récemment formées, et correspond alors au liège anatomique, soit des cellules adultes appartenant au phelloderme, à l'écorce, ou à l'épiderme (fig. 22, 23 et 24, Pl. III, 36, 37 et 38, Pl. VI). Le premier cas est réalisé quand la transpiration est très ménagée, le second quand elle l'est moins.

L'apparition de la subérine frappe isolément les cellules situées à un niveau déterminé ; on trouve côte à côte des cellules qui ont une lame complète et d'autres qui n'en ont pas encore. Il y a donc une modification toute spéciale de l'activité protoplasmique dans chaque cellule. C'est aussi la conclusion des recherches de Baranetzky (**51**). Le dépôt de la couche de subérine doit être très rapide, car on le trouve toujours relativement épais et formant un sac continu à côté de cellules qui n'en ont pas acquis la moindre trace (fig. 27, Pl. IV, et 30, Pl. V).

Quand la subérification porte sur de jeunes cellules, issues de la couche génératrice, elle est soit très hâtive, de telle sorte que les méats n'ont pas le temps de se former, (lenticelles du premier type), soit assez tardive pour que les jeunes cellules aient eu le temps de s'arrondir (lenticelles du deuxième type, Voy. p. 184). On observe, du reste, des aptitudes variables à la subérification selon les espèces : elle est relativement faible dans le Sureau ; forte, au contraire, dans *Ampelopsis*, *Aralia*, *Quercus*, *Castanea*, etc.

Quoique la subérification réponde toujours à une perte d'eau, il ne faut pas que la perte soit trop subite : sinon, la

cellule trop rapidement altérée ne produit que de la lignine ou meurt immédiatement. La perte d'eau peut se produire par l'intérieur de la plante et non pas par transpiration ; c'est ainsi du moins qu'on peut s'expliquer l'apparition rare mais certaine de cellules subérifiées sous l'eau (p. 141). Il suffit pour cela que les parties aériennes de la plante aient, en transpirant fortement, abaissé le niveau général de l'hydrose intérieure. Une fois subérifiées, ces cellules sont devenues absolument incapables de grandir et de se cloisonner. Mais elles peuvent vivre encore longtemps, surtout dans le sol, ou même dans l'air, et alors leurs parois prennent souvent *un épaississement tertiaire de cellulose lignifiée* (*Ampelopsis*, *Salix*, *Ligustrum*). J. Wiesner a aussi montré, pour le périderme, que les cellules du liège peuvent rester longtemps vivantes (**69**).

c. *Lignification.* — La lignification répond ici comme toujours à une imprégnation de la paroi par un ensemble de matériaux certainement divers, mais difficiles à distinguer, que l'on renferme sous la dénomination de lignine (**51**, p. 179 ; **70**). Elle accompagne pour ainsi dire toujours (*ici*), la subérification, et ceci parce qu'elle résulte aussi d'une réaction de la cellule à une perte d'eau. Toutefois les deux phénomènes sont successifs et non simultanés ; la subérification a lieu d'abord. La lignification n'a lieu que plus tard. La perte d'eau peut, du reste, être trop rapide pour permettre à la subérification de s'établir, et cependant trop faible pour tuer immédiatement la cellule. Dans ce cas, une lignification intense se produit, soit dans toute l'épaisseur de la paroi, soit de préférence dans la lamelle moyenne. C'est ce qui arrive en cas d'ouverture totale de la lenticelle : une couche épaisse de cellules phellodermiques ou corticales lignifie subitement ses parois.

Dans quelques plantes (*Vitis*, *Coriaria*, *Aralia*, *Salix*, *Solanum tuberosum*), j'ai observé une répartition très inégale de la lignine dans chaque cellule. Cette substance était répandue presque exclusivement sur la paroi la plus externe. Ce fait

semblerait indiquer que les matériaux primitifs de la lignine sont solubles, et j'ai, en effet, observé, dans d'autres cas, des zones de diffusion tout à fait caractéristiques (Baranetzky, **61**). Malgré cela, il semble bien certain que la lignine est produite individuellement dans chaque cellule lignifiée. On en a la preuve en examinant des cas où une lenticelle a rompu ses fermetures sans les soulever largement (fig. 34, 35 et 47, Pl. VI). Au-dessous de la fente étroite ainsi produite on trouve des cellules hypertrophiées et d'autres lignifiées. On rencontre çà et là des cellules *isolées* en train de lignifier leurs parois (*Salix*, *Ficus*, etc.). Ces cellules sont du reste assez souvent hypertrophiées mais la dessiccation tue d'ordinaire trop vite les cellules ainsi agrandies et à parois minces pour que la lignification ait le temps de se produire.

La lignification paraît résulter d'une réaction du protoplasma vivant sur la paroi sous l'influence d'une perte d'eau. Cette réaction est moins délicate que celle qui détermine le dépôt de subérine, mais la paroi est devenue tout aussi incapable de tout accroissement ultérieur.

Il existe du reste des aptitudes variables à la lignification comme à la subérification. La lignification dans les lenticelles de *Salix* est plus faible que chez les autres plantes.

On trouve dans une lenticelle qui s'est ouverte par rupture totale de ses fermetures des couches successives qui présentent d'un seul coup les exemples principaux de ces réactions de la cellule lenticellaire à une perte d'eau. Au dehors, cellules subitement tuées sans modification des parois ; au-dessous, cellules lignifiées mortes ; plus bas, cellules lignifiées et subérifiées, puis cellules seulement subérifiées, enfin cellules non altérées en train de se cloisonner.

Les recherches faites dans ces dernières années avaient permis d'établir déjà la grande importance qu'a la transpiration (ou l'humidité) sur la subérification et sur la lignification (Kohl, **54** ; Costantin, **55** ; Lhotelier, **56**). Mais ces

recherches, portant sur l'ensemble d'organes complexes, ne pouvaient permettre de savoir si ces transformations chimiques de la paroi étaient dues à un état général de l'organe ou si chaque cellule était atteinte directement. Schellenberg (**53**), dans les recherches directes qu'il a publiées récemment sur la lignification de la membrane cellulaire, ne parle pas du rôle de l'eau, du moins dans ses conclusions. Les résultats obtenus par l'étude des lenticelles confirment ceux des auteurs, mais ils précisent les conditions de ces phénomènes ; ils montrent que *ces transformations histologiques répondent à des transformations de l'activité protoplasmique pour chaque cellule en particulier*. C'est la réaction due à une perte d'eau.

Divers indices permettent, du reste, de penser que ce n'est peut-être pas tant la perte d'eau qui agit sur le protoplasma, que l'abaissement considérable de la turgescence qui en résulte. Et la richesse osmotique primitive jouerait un rôle important sur la nature de ces réactions du protoplasma.

Résumé. — Nous avons pu faire remonter tous les caractères de la lenticelle, situation, grandeur, porosité, structure générale et structures spéciales, aux propriétés de la cellule elle-même.

On pourrait définir la lenticelle : une région étroite, superficielle, à cellules riches en substances osmotiques, et capables par là de s'arrondir (d'où la porosité lenticellaire) et de s'accroître en absorbant plus d'eau qu'elles n'en transpirent ; ou bien de modifier chimiquement leurs parois, de telle sorte que les cellules sous-jacentes sont protégées. La faculté remarquable d'adaptation des lenticelles aux conditions d'humidité extérieure est un résultat direct des propriétés de la cellule lenticellaire. Et l'entraînement des substances osmotiques par le courant transpiratoire explique pourquoi les lenticelles restent un foyer permanent et local de prolifération, surtout sur la tige.

Ainsi s'explique et se précise cette hygroscopicité remar-

quable signalée par de Bary (p. 134) pour la cellule lenticellaire, ainsi que toutes ses autres propriétés.

CHAPITRE IX

NATURE DES LENTICELLES

Après les détails que nous avons donnés tout le long de cette étude, il est inutile d'insister longtemps sur la nature des lenticelles et sur leur autonomie propre.

C'est avec le *périderme* et le *rhytidome* qu'on pourrait avec le plus de raison les comparer, surtout si l'on ajoute à la comparaison la variété spéciale de périderme que Schenck a décrite sous le nom d'*aérenchyme*. Mais il y aurait des raisons aussi pour les comparer à certains *massifs d'accroissement* (écorce, etc.), aux *tissus cicatriciels*, aux *parenchymes séparateurs* provoquant la chute des feuilles. Il résulte de toutes ces comparaisons que la lenticelle possède certains caractères communs avec ces tissus, mais que dans son ensemble elle a des caractères spéciaux qui en font un organe autonome.

I. — Comparaison avec le périderme.

Hugo Mohl (**6**) regardait les lenticelles comme étant des portions du périderme. Trécul (**14**), Stahl (**15**), Haberlandt (**18**), etc., ont discuté cette manière de voir.

1° *Ressemblances*. — Il y a communauté d'origine et de situation : si le périderme est cortical, les lenticelles le sont aussi ; s'il est péricyclique, elles le sont également. Il y a aussi même constitution générale : liège externe, phelloderme interne, séparés par une zone génératrice. Cette zone génératrice est capable de se déplacer dans les deux cas, donnant des péridermes successifs de plus en plus profonds.

2° *Différences*. — Les lenticelles naissent toujours aux

dépens non d'une assise unique, mais de plusieurs assises. Leur zone génératrice comprend aussi presque toujours plusieurs assises. Cette zone génératrice se déplace beaucoup plus facilement que le phellogène. Le phelloderme lenticellaire est toujours méatifère, et plus épais que celui des lenticelles. Il est capable de s'hypertrophier avec une facilité incomparablement plus grande.

Le tissu lenticellaire représente toujours de petites plages très étroitement localisées, au lieu que le périderme, et plus tard le rhytidome, recouvrent toute la surface de l'organe. Ces plages sont souvent poreuses, le périderme ne l'est pas.

Il peut exister du périderme sans lenticelles ; mais alors ce périderme a des plages poreuses (*Vitis*, *Clematis*, *Lonicera*...).*Il peut aussi exister des lenticelles sans périderme*, soit longtemps (tiges ligneuses vertes : *Ilex*, *Aucuba*), soit toujours (pétioles de plantes ligneuses, diverses plantes herbacées).

De cette comparaison il résulte que si les ressemblances sont fort importantes, les différences ne le sont pas moins. On peut, il est vrai, ramener ces différences à un petit nombre de causes, peut-être à une cause unique : celle qui permet aux cellules de la zone génératrice de s'arrondir, malgré la transpiration, comme nous l'avons montré plus haut. On devrait alors définir les lenticelles comme des *petites plages de périderme poreux ou plutôt de rhytidome poreux* auxquelles la transpiration imprime directement ou indirectement une étroite localisation avec évolution spéciale et une grande puissance d'adaptation. Mais la porosité est variable et surtout il faudrait expliquer pourquoi le périderme se réduirait tout à fait dans certains cas à ces petites plages (1)?

(1) Cette remarque est d'Haberlandt (18).

II. — Comparaison avec les cicatrices.

Trécul a donné la définition suivante : « Les lenticelles qui naissent sur les rameaux résultent d'une formation partielle de liège au-dessous des tissus détruits ou en voie de mourir qui environnent la cavité dite *respiratoire*, placée sous les stomates, laquelle formation a pour but de protéger les tissus internes contre l'action nuisible des agents atmosphériques ».

Nous avons déjà parlé de cette idée de Trécul, qui regarde en somme la lenticelle comme une simple cicatrice. Nous n'avons pas à insister sur ce qu'a de faux cette comparaison au point de vue de la puissance de prolifération si remarquable que présentent les lenticelles, absente ou presque absente dans les petites cicatrices. Les blessures présentent cependant une puissance analogue quand elles sont grandes et profondes : elles forment alors un callus ; mais Trécul n'a certainement pas songé à ces proliférations spéciales quand il a fait sa comparaison. Nous verrons que Mer, au contraire, y a songé.

Mais la lenticelle possède véritablement une partie cicatricielle, c'est sa partie externe, celle qui, au contact avec l'air libre, subit la scléro-subérification.

Le liège lenticellaire est beaucoup plus voisin du liège traumatique que du liège ordinaire. Ce liège traumatique se forme, en effet, en des places limitées à la surface lésée, et il apparaît souvent sur des organes qui ne produiront jamais de périderme (pétioles). Il en est de même des lenticelles. La cicatrisation se fait, du reste, dans bien des plantes, par simple subérification de cellules adultes (beaucoup de plantes herbacées). Chez ces mêmes plantes la fermeture des lenticelles s'opère de la même manière. Quant aux transformations chimiques de la paroi, elles sont identiques dans les deux cas.

Cependant, on ne peut dire d'une manière absolue que

les lenticelles soient des cicatrices. D'abord les cellules subérifiées de la lenticelle gardent beaucoup plus souvent des méats entre elles que celles du liège cicatriciel. De plus, les ruptures dont les lenticelles sont le siège sont toujours spontanées et non pas accidentelles. Enfin, ces ruptures s'effectuent non pas par déchirure de cellules, au moins pour les cellules vivantes, mais bien par séparation de ces cellules, par clivage de leur lame moyenne avec extension des méats. C'est un phénomène très analogue à celui de la production des lacunes schizogènes. Il n'y a donc pas blessure véritable dans les lenticelles, et le terme de cicatrisation dont nous nous sommes servi se rapporte uniquement à la réaction chimique des cellules au contact de l'air, c'est-à-dire à la scléro-subérification des parois. Toutefois, ce phénomène étant identique à celui qui se produit dans les vraies blessures, il nous éclaire sur les causes des réactions dont celles-ci sont le siège.

Le traumatisme n'est pas nécessaire pour qu'il y ait réaction. Dans l'intéressant travail qu'a publié M. Massart sur la cicatrisation des végétaux (**49**), l'auteur est conduit à admettre que la prolifération cellulaire qui suit une lésion est la réponse à une excitation émise par la surface lésée (*excitation méragogue*), tandis que la subérification qui se produit serait la réponse (*excitation phellagogue*) à l'excès de transpiration qui suit la mise à nu de cellules autrefois protégées.

Or, les lenticelles sont aussi le siège de proliférations et de subérifications absolument analogues, sans qu'il y ait lésion de cellules vivantes ; *l'excitation cicatricielle peut donc, strictement, reconnaître d'autres causes que le traumatisme.*

III. — Comparaison avec le callus cicatriciel.

Nous sommes ainsi amenés à considérer plus spécialement la prolifération cicatricielle, si marquée dans le cas où il se produit un callus. C'est M. Mer (**21**), qui a rapproché

les lenticelles des massifs parenchymateux qui apparaissent sur les parties blessées d'un grand nombre de plantes, par une prolifération excessive des cellules voisines de la plaie. Ce rapprochement, que son auteur ne semble avoir fait que d'une manière tout à fait incidente, a une valeur réelle comme nous venons de le voir, et nous devons établir avec soin les ressemblances et les différences.

1° *Ressemblances.* — Comme pour la lenticelle, le callus résulte d'une prolifération cellulaire, caractérisée par un accroissement général d'une zone de parenchyme, et par des cloisonnements variés. Au contact de l'air, le callus se recouvre de liège subérifié. Dans l'air humide ou dans l'eau, ce liège subérifié ne se produit pas et les cellules externes s'hypertrophient absolument comme celles des lenticelles (fig. 39 à 43, Pl. VI).

2° *Différences.* — La prolifération des cellules du callus est plus faible que dans les lenticelles, elle s'arrête toujours au bout de quelque temps. Aussi le liège cicatriciel externe n'y est pas rompu fréquemment comme dans les lenticelles, et la structure y reste toujours beaucoup plus simple. Les cellules du callus sont généralement grandes, polyédriques, et séparées seulement par de petits méats à l'inverse de ce qui a lieu dans les lenticelles. Leur prolifération semble avoir été provoquée surtout par la disparition accidentelle d'une résistance externe, et par le contact de l'air libre, tandis que dans les lenticelles elle est due tout d'abord à une turgescence assez grande pour briser ce qui limite leur extension.

Les différences, ici encore, sont importantes, mais les ressemblances sont remarquables. *On peut regarder le callus comme un tissu analogue au tissu lenticellaire, et surtout au tissu des ébauches lenticellaires herbacées.*

Les conditions internes, locales ou générales, ont, du reste, on le sait, une grande influence sur le développement du callus, comme pour les lenticelles. Il existe même des relations directes :

Le callus développe toujours des lenticelles en abondance, à sa surface, ce qui tient simplement à ce qu'il est un foyer d'accroissement où se développent aussi de préférence les organes adventifs, tiges ou racines.

Au-dessous des fentes profondes qui se forment sur le tronc des arbres à écorces crevassées, les parties parenchymateuses prennent normalement un accroissement tangentiel considérable qui élargit quelque temps la fissure et débride le rhytidome, comme nous l'avons dit ailleurs (**71**). Quoique profondément distinctes des callus, ces *plages d'accroissement* sont, comme eux, des endroits essentiellement favorables à la production de nouvelles lenticelles.

Les lenticelles qui se forment et persistent ainsi sur les callus ou au fond des crevasses récemment apparues, *sont de petits foyers où la prolifération primitive persiste indéfiniment, provoquant sans cesse de petites déchirures spontanées, toujours suivies d'une véritable cicatrisation.* On peut sans inconvénients étendre cette définition à toutes les lenticelles.

IV. — Comparaison avec les parenchymes séparateurs.

Nous avons signalé plus haut la relation singulière qui existe entre la chute des feuilles et la prolifération lenticellaire, relation établie par le niveau d'hydratation intérieure. La chute des feuilles est provoquée par la production d'un parenchyme arrondi, appelé parenchyme séparateur, à la base de la feuille, c'est-à-dire par une sorte de prolifération de cellules arrondies. Il n'est donc pas très surprenant que, dans certains cas, cette prolifération continue après la chute de la feuille et forme une ébauche lenticellaire ou une vraie lenticelle. A ce propos, il est très intéressant de remarquer que *les plantes à feuilles caduques ont seules des lenticelles bien conformées.* La plupart des Monocotylédones et des Cryptogames vasculaires ne produisent pas ce parenchyme séparateur, non plus que bon nombre de Dicotylédones

herbacées. Chez la plupart de ces plantes aussi les lenticelles manquent ou sont seulement ébauchées. Mais les cas présentés par les Dicotylédones ligneuses sont plus intéressants ; la Clématite a des feuilles non caduques, elle manque aussi de lenticelles, la Vigne a bien des feuilles caduques mais aussi elle a de vraies ébauches lentiçellaires (p. 173).

La faculté de produire des cellules arrondies très faiblement cohérentes est ainsi révélée comme une propriété spécifique, ayant des rapports avec la chute des feuilles et avec les lenticelles.

La chute du rhytidome lui-même a certainement des rapports intimes avec cette faculté spéciale. On le voit surtout bien en étudiant les écailles du Platane ; leur chute est provoquée par un parenchyme séparateur semblable à celui des feuilles et par l'hypertrophie de la multitude des petites lenticelles qui se forment sous l'écaille.

Cette prolifération momentanée est du reste la seule ressemblance qui existe le plus souvent entre les parenchymes séparateurs et les lenticelles, mais il était utile de nous y arrêter.

V. — Comparaison avec l'aérenchyme.

On sait que Schenck (**50**) a donné le nom d'aérenchyme à un tissu homologue du liège, produit comme lui par le cloisonnement centripète d'une assise génératrice, mais méatifère et non subérifié. J'ai admis plus haut qu'on pouvait étendre cette notion, en retranchant de la définition donnée l'absence de subérification (p. 125). Il s'agit de donner maintenant les raisons de cette modification que je propose.

Schenck paraît avoir été préoccupé, en donnant la description et la définition de l'aérenchyme, par le rôle que ce tissu avait à remplir. Ne l'ayant rencontré, dans son complet développement, que sur des organes aquatiques ou analogues, il y vit essentiellement un tissu d'aération, très

développé à cause de la nature du milieu. Il ne pouvait venir à sa pensée que ce même tissu pouvait exister sur les organes aériens. Et cependant, puisqu'il a examiné les lenticelles, la vue des cellules comblantes ordinaires, souvent si allongées, si semblables à celles de l'aérenchyme, et que l'on croyait produites toujours comme lui par cloisonnement centripète, aurait dû le frapper. Il aurait pu définir une lenticelle : « une petite plage localisée où se produisent alternativement des couches de vrai liège et des couches d'aérenchyme ».

En mettant dans l'eau des organes vivants, nous avons vu que leurs lenticelles aériennes se transforment très souvent en lenticelles aquatiques, produisant en abondance des cellules comblantes absolument analogues à l'aérenchyme. Dans quelques cas même ces lenticelles aquatiques confluent en un aérenchyme tout à fait généralisé et bien défini (tubercules de Pomme de terre, tiges de *Sambucus*, tigelle et premières racines de *Quercus pedunculata*, *Castanea vulgaris*, *Juglans regia*, etc.) Mais cette transformation totale ou locale en aérenchyme est-elle bien une conséquence des besoins d'aération de la plante? Non, car le même résultat s'obtient aussi complet, plus régulier même, en remplaçant l'eau par l'*air humide*. La prolifération d'aérenchyme y est énorme dans nombre de cas (p. 141).

Il faut en conclure *que ce n'est pas l'absence de l'air qui détermine la production de l'aérenchyme*, *mais l'excès d'humidité*; par conséquent, que ce tissu n'est pas nécessairement un organe d'aération adapté aux milieux aquatiques ou vaseux, mais un tissu hypertrophié par excès d'humidité, un tissu *hyperhydre*. Un tel tissu peut théoriquement se produire même dans l'air si l'eau fournie à l'absorption est en excès relativement à la transpiration. Tel est le cas, semble-t-il, qui se réalise dans beaucoup de lenticelles du second type de structure : *Aralia*, *Salix*, etc. Mais la transpiration n'étant pas entièrement suspendue, il y a subérification tardive. On peut regarder ces lenticelles

comme de petites plages locales d'aérenchyme subérifié.

Il peut arriver, du reste, que l'aérenchyme normal contienne des assises de liège ordinaire. «Quand des exemplaires de *Jussiæa*, dit Schenck (**50**, p. 535), poussent en terrain tantôt sec et tantôt humide, ils forment alternativement de l'aérenchyme qui est ensuite rejeté de nouveau par du liège. » Le même fait se produit pour d'autres plantes, et la ressemblance avec les lenticelles ordinaires, celles du premier type de structure, paraît ici très grande. Toutefois, l'origine des cellules hypertrophiées, l'épaisseur du phelloderme et la localisation étroite des lenticelles maintiennent encore des différences profondes. Seules les lenticelles aquatiques sont réellement des plages localisées d'aérenchyme comme nous l'avons dit, non seulement à cause de leur structure et de leur mode d'accroissement, mais encore parce qu'on observe dans quelques cas leur confluence directe ou un aérenchyme généralisé. D'après Schenck lui-même, on observe un fait semblable. « L'aérenchyme commence toujours, chez les Onagrariées, dans des plages isolées, puis confluentes (**50**, p. 532). »

Conclusions. — Les lenticelles ne sont ni du périderme simple ou répété (*rhytidome*), ni de simples cicatrices, ni des callus, ni de l'aérenchyme, quoiqu'elles possèdent souvent des relations intimes et de nombreux caractères communs avec ces formations.

Les lenticelles ont une nature propre. On peut les définir *de petites plages étroitement localisées de parenchyme méatifère, en prolifération continuelle, et en continuelle évolution; capables de s'hypertrophier ou de se cicatriser, selon les conditions d'humidité, extérieures et intérieures, en s'adaptant sans cesse à ces conditions.*

CHAPITRE X

FONCTIONS DES LENTICELLES

I. — Les lenticelles sont-elles indispensables aux échanges gazeux des plantes qui n'ont plus leurs stomates ?

1° *Variations de la porosité lenticellaire.* — Comme nous l'avons établi au chapitre v, la porosité des lenticelles n'est pas constante. Dans un grand nombre de plantes la plupart des lenticelles sont fermées pendant une grande partie de la période de végétation active. Pour quelques-unes l'existence même de lenticelles ouvertes est une rareté (*Rosa canina*, *Populus alba*) ; enfin, il en est où les lenticelles elles-mêmes n'existent jamais (*Clematis Vitalba*, *Philadelphus coronarius*). Cependant ces plantes vivent, leurs tiges respirent et transpirent en tous temps. Les lenticelles ne leur sont donc pas indispensables.

2° *Il peut exister une porosité non lenticellaire.* — Il est vrai que les plantes qui n'ont jamais de lenticelles ont pourtant, comme l'a découvert Klebahn (**31**), et comme je l'ai aussi observé, des plages poreuses qui vraisemblablement remplissent le rôle des lenticelles absentes.

Il peut donc exister une *porosité externe non lenticellaire*. Mais ce fait n'est pas l'apanage exclusif des plantes sans lenticelles. Je l'ai aussi observé sur beaucoup de plantes ayant ces organes. Les crevasses qui se forment dans le périderme des tiges et des racines sont souvent formées par des couches cicatricielles *poreuses*. Par l'air comprimé on en voit sortir des bulles (*Viburnum Opulus*, *Cerasus avium*, *Quercus pedunculata*, avec lenticelles closes ; *Symphoricarpus racemosus*, avec lenticelles poreuses ; *Baccharis halimifolia*).

Weiss (39) a montré récemment chez diverses Monocotylédones l'existence de semblables plages poreuses localisées au fond de crevasses (*Aristea*, *Dioscorea*), ou à côté des bourgeons axillaires (*Yucca*, *Iris*, etc.), ou bien occupant la totalité de la surface corticale subérifiée (Palmiers). Il faut conclure de ces faits que, *quoique les méats corticaux ne s'ouvrent généralement pas à l'extérieur*, *cependant on peut souvent trouver des plages superficielles plus ou moins étendues*, *qui sont pourvues de méats presque toujours très fins*. Ces plages poreuses peuvent, du reste, être formées d'écorce primaire simplement subérifiée, comme sur la tige des Palmiers, et près des bourgeons d'*Aloe*, ou aux nœuds de *Veronica speciosa*; ou bien être formées d'un périderme qui diffère du périderme ordinaire par l'existence de méats très fins (pores corticaux des rayons, sur *Vitis*, *Clematis*, *Philadelphus*, crevasses poreuses de plantes diverses).

Elles sont généralisées (Palmiers) ou localisées sans ordre (*Tecoma*, *Taxus*), d'après Klebahn, (30); ou bien localisées en face des rayons, au fond des crevasses du rhytidome, à des blessures [*Rosa* (cultivé), *Menispermum canadense*, *Clematis Flammula*, *Aucuba japonica*], aux lieux de sortie des bourgeons ou des radicelles. C'est sur la racine qu'elles subsistent le plus facilement, sans doute à cause de l'humidité du milieu. Les ébauches lenticellaires herbacées dont nous avons parlé (p. 171) ne sont bien souvent que des plages poreuses, particulièrement celles qui forment de larges bourrelets transversaux sur beaucoup de racines (*Daucus*, *Sarothamnus*, *Ulex*, *Daphne*, etc.).

De même que l'on observe une sorte de balancement entre les stomates et les lenticelles, au point de vue du nombre et du développement, de même aussi il existe peut-être un balancement entre les lenticelles et les plages poreuses. Il est à remarquer, en effet, que ces dernières ont été principalement observées sur des plantes qui sont, d'une manière constante ou fréquente, dépourvues de lenticelles ouvertes. Il est permis d'en induire que, si les lenticelles

manquaient à toutes les plantes ligneuses, leur rôle serait rempli par des plages poreuses, qui se formeraient alors d'une manière beaucoup plus complète.

La fonction d'aération pourrait même être remplie par des organes encore différents, tels, par exemple, que ces *pneumathodes* décrits par Jancsewski (**63**) dans les racines aplaties de certaines Orchidées (*Aeranthus fascicola*, *Tænio-phyllum Zollingerii*).

3° *L'ouverture et l'accroissement des lenticelles ne sont pas provoqués par les besoins d'aération.* — On peut ajouter à ces arguments généraux des preuves plus directes. Si les lenticelles sont provoquées par les besoins d'aération, elles doivent s'ouvrir d'autant plus que ces besoins sont plus grands. Si donc une branche est placée dans l'eau ou dans l'air humide, le gonflement, puis l'ouverture des lenticelles, doivent être plus rapides, si l'air dissous ou gazeux est altéré déjà par la respiration, que s'il est pur. Or c'est l'inverse qui a lieu. J'ai observé dans toutes mes expériences que le gonflement et l'hypertrophie sont amoindris ou annulés dès que l'oxygène libre diminue ou disparaît. *Pour l'accroissement de la cellule lenticellaire, comme pour tout autre accroissement, l'abaissement de la pression de l'oxygène est toujours funeste.*

Les expériences que j'ai instituées à ce sujet sont absolument convaincantes.

J'ai placé dans du sable légèrement humide des fragments de branches diverses pourvues de lenticelles (*Sambucus nigra*, *Robinia pseudacacia*, etc.). Le sable était placé dans une grande et large éprouvette à pied, haute de 50 centimètres environ. Les fragments de plante étaient de longueurs diverses, les uns occupaient toute la hauteur, les autres étaient courts et placés soit au fond, soit près de la surface. Le sable était régulièrement réparti partout, mais non pressé, de sorte que l'air pouvait circuler librement jusqu'au fond parce que l'humidité était faible partout.

Un disque de verre était posé sur l'ouverture de l'éprouvette. Au bout de quinze jours environ les plantes retirées du sable présentaient un aspect tout particulier. Tout ce qui se trouvait au fond de l'éprouvette, jusqu'au-dessous du milieu, était simplement humide, les lenticelles étaient restées sans modification. Toutes les portions de plantes situées dans le haut présentaient au contraire des lenticelles à divers degrés d'hypertrophie. Le gonflement le plus considérable était réalisé tout près de l'ouverture. Ces différences étaient particulièrement accentuées sur le Sureau. A quoi devons-nous les attribuer? Une seconde partie de l'expérience va nous le montrer.

Le sable ayant été rejeté, les plantes furent toutes replacées dans l'éprouvette à peu près comme elles l'étaient auparavant. L'éprouvette était encore couverte d'un disque de verre pour retenir l'humidité. Dans ces nouvelles conditions toutes les lenticelles se gonflèrent et s'hypertrophièrent énormément en très peu de temps. On n'observait plus de différences entre celles du fond et celles de la surface. L'accès de l'air libre avait suffi pour provoquer cette hypertrophie générale. Si donc l'hypertrophie ne s'est pas produite dans la première partie de l'expérience, c'est que, par suite du dispositif institué dans ce but, l'air n'arrivait que par diffusion aux couches profondes, et déjà très altéré par la respiration des sujets situés en haut.

D'autres expériences analogues ont donné des résultats semblables. Il faut en conclure que *l'altération de l'air par la respiration ralentit ou arrête complètement l'accroissement des cellules de la lenticelle.*

On pourrait objecter que ces conditions expérimentales ne répondent pas aux vraies conditions naturelles. En temps normal, l'atmosphère altérée ne se trouve qu'à l'intérieur de la plante, de sorte que la lenticelle est située entre deux atmosphères fort dissemblables : l'une confinée et impure, l'autre libre et pure. Cette remarque a une réelle valeur, et il est assez difficile d'imaginer par quelle expérience on

pourrait y répondre. Il faudrait établir derrière une même lenticelle des variations considérables dans l'impureté de l'atmosphère interne, sans employer des variations notables de la température qui feraient varier aussi la puissance de végétation de toutes les cellules.

A défaut de cette expérience, on peut noter l'observation faite (p. 58) que *la surface relative occupée par les lenticelles reste à peu près la même à mesure que la tige grossit.* C'est-à-dire que le développement lenticellaire total croît proportionnellement aux surfaces. *Or les besoins respiratoires de la tige croissent proportionnellement aux volumes et non aux surfaces*, et l'on n'observe pas que la porosité des lenticelles augmente notablement avec l'âge. Il s'ensuit que les lenticelles doivent devenir de plus en plus insuffisantes, et même l'atmosphère interne doit à la fin être entièrement privée d'oxygène. C'est en effet ce que j'ai reconnu (**41** et **43**).

Cette observation prouve positivement que *les besoins généraux d'aération n'ont aucune influence directe sur le développement ni sur la porosité des lenticelles.* L'ouverture et la fermeture des lenticelles dépendent de la nutrition et de la transpiration de ses propres cellules, et non pas de la respiration générale, non plus que de l'assimilation ni même de la transpiration de l'ensemble de la tige, directement du moins. Ces diverses fonctions n'agissent qu'indirectement sur elle. Mais pour la transpiration générale, l'influence est moins indirecte, et cette influence est si importante qu'elle doit nous arrêter un instant, car elle nous met en présence d'un nouvel exemple de ces enchaînements de causes et d'effets, si fréquents et si intéressants à étudier dans le domaine de la vie.

II. — Rôle des lenticelles.

Le rôle des lenticelles est toujours double, selon qu'il se rapporte à la transpiration ou aux échanges gazeux.

1° *Rôle des lenticelles comme organes de transpiration.* — Comme nous l'avons vu (p. 132), c'est par les lenticelles que s'opère une grande partie de la transpiration de la tige (Klebahn, **30** et **31** ; Haberlandt, **18**), en même temps que leur transpiration propre. Comme leurs cellules reçoivent l'eau des autres tissus de la tige, cette double transpiration est réglée intérieurement par le niveau d'hydrose interne, et extérieurement par l'état hygrométrique de l'air.

Or les lenticelles s'ouvrent quand elles gagnent beaucoup d'eau (forte hyperhydrose interne) ou qu'elles en perdent peu (faible transpiration propre) ; elles se ferment dans les cas contraires (Voy. chap. VI et VII). Quand elles sont ouvertes, elles favorisent la transpiration générale et tendent à faire baisser le niveau élevé de l'hydrose générale. Quand elles se ferment, elles diminuent la transpiration générale et maintiennent le niveau de l'eau qui tend à baisser. *Ce sont donc des ouvertures automatiquement réglées, elles maintiennent l'hydrose intérieure de la tige à un niveau particulier.*

Ce réglage est automatique, parce qu'il dépend directement de l'hydratation propre des cellules de la lenticelle, laquelle dépend directement, d'un côté de l'hydratation générale des tissus de la tige, et de l'autre de la transpiration propre de la lenticelle.

D'autre part, la transpiration générale agit sur le niveau d'hydrose générale de la tige, lequel dépend aussi de l'arrivée de l'eau par les vaisseaux. Aussi les lenticelles ne s'ouvrent-elles pas dès qu'on place une branche dans l'air humide ou même dans l'eau (p. 143) ; il faut tout d'abord que l'hydratation propre des lenticelles ait atteint un niveau assez élevé, soit par nouvelle répartition de l'eau que contient la tige (air humide), soit par absorption de nouvelle eau. Ce fait indique d'une manière très frappante que *les lenticelles règlent surtout l'hydrose générale de la tige* dont dépend leur propre hydrose. Toutefois, cette hydrose propre est aussi sous la dépendance directe et immédiate de l'état hygrométrique de l'air extérieur, dont l'influence est égale-

ment considérable sur la transpiration générale. De ce côté, il s'opère donc un réglage moins indirect, dû non à la transpiration générale, mais à l'état hygrométrique. Celui-ci régularise la transpiration propre de la lenticelle en provoquant sa fermeture dans l'air sec, son ouverture dans l'air humide ; il régularise du même coup la transpiration générale qui s'effectue à travers ces ouvertures.

Par leur adaptation continuelle aux conditions d'humidité, intérieures et extérieures, les lenticelles sont donc des régulateurs automatiques de l'hydratation intérieure et de la transpiration générale.

Ce fait remarquable donne aux lenticelles un rôle fort important. Mais ce rôle qu'elles remplissent est le résultat de l'enchaînement de causes et d'effets, rien n'autorise à dire que les lenticelles ont ce rôle pour but et pour raison d'être. Cette remarque, vraie pour le rôle qu'ont les lenticelles dans la transpiration, est encore plus vraie pour celui qu'elles remplissent dans l'aération générale.

2° *Rôle des lenticelles comme organes d'aération.* — Il est certain, en effet, que les lenticelles ont une part fort importante dans l'aération générale de la tige, selon l'idée de Dupetit-Thouars (**3**).

Mes expériences (**41**) prouvent que souvent les neuf dixièmes des échanges respiratoires s'effectuent par les lenticelles, et que, lorsque celles-ci sont entièrement closes, les tissus sont mis en danger d'asphyxie.

Mais ce rôle d'organes d'aération n'est pourtant qu'un rôle occasionnel et pour lequel les lenticelles semblent absolument indifférentes.

Rien absolument n'indique qu'elles s'adaptent de manière à favoriser dans toutes les circonstances cette fonction d'aération de la tige. Bien au contraire, il est fort probable que la fermeture estivale des lenticelles, causée par l'excès de transpiration, met en état d'asphyxie des tissus épais dont les besoins respiratoires sont exaltés par une tempé-

rature élevée. La tige, sans doute, conserve mieux son eau devenue rare ; mais l'oxygène lui parvient aussi moins facilement, et le gaz carbonique ne peut plus s'échapper.

Comme je l'ai dit plus haut, j'ai démontré que les tissus profonds des tiges ligneuses sont en danger permanent d'asphyxie (**41** et **43**). Cette asphyxie doit se produire surtout en été, au moment des chaleurs et de la sécheresse, par la faute des lenticelles, qui se ferment au moment même où la plante aurait besoin de les avoir plus ouvertes pour pouvoir respirer d'une manière plus intense.

CHAPITRE XI

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Il me paraît utile, à la fin de cette longue étude, de consacrer tout un chapitre à un résumé général, afin que le lecteur puisse avoir une idée assez précise de l'ensemble en lisant seulement ce résumé.

J'ai conservé ici les titres des chapitres, pour qu'on puisse, en s'aidant de la table des matières, trouver rapidement telle partie spéciale sur laquelle on désirerait des renseignements plus étendus. En outre, n'ayant pas donné de conclusions générales distinctes du résumé, j'ai adopté une division avec numéros qui permet d'être à la fois plus bref et plus précis : mais cette division ne correspond pas nécessairement aux paragraphes que l'on trouve dans chaque chapitre.

MORPHOLOGIE

Répartition et grandeur des lenticelles.

1. — Les lenticelles ont été rencontrées dans tous les grands groupes des Plantes vasculaires, et sur tous leurs organes. Mais elles n'existent, d'une manière générale, que

sur les plantes et sur les organes qui présentent des formations secondaires. Dans ce cas même on trouve des exceptions dont il y a lieu de chercher les causes.

2. — Sur la tige de 60 espèces, où les lenticelles ont été comptées, 17 plantes avaient en moyenne de 1 à 5 lenticelles par centimètre carré, 11 de 5 à 10 lenticelles, 14 de 10 à 15, 8 de 15 à 20, 8 de 20 à 50, et 2 de 50 à 100. Les cinq sixièmes des plantes examinées avaient donc au plus 20 lenticelles. Au delà de 50 par centimètre carré les avortements sont fréquents.

3. — Serrées et petites sur les entre-nœuds courts (bas des pousses annuelles), elles sont écartées sur les entre-nœuds longs. Ceci tient à ce que les points où naissent les lenticelles (stomates) sont déterminés de très bonne heure, puis passivement écartés par l'accroissement longitudinal. L'écartement est aussi transversal parce que la branche grossit. Ce dernier écartement dure indéfiniment. *Il y a donc une répartition actuelle*, *toujours variable*, comme les dimensions de l'entre-nœud.

4. — Mais *il existe une répartition primitive indépendante des écartements ultérieurs*, et que l'on peut reconnaître en comparant les lenticelles par *entre-nœud* et non par unité de longueur ou de surface. Les entre-nœuds sont, en effet, des unités morphologiques équivalentes, déterminées encore plus tôt que les points où naissent les lenticelles. On reconnaît, par une première approximation, que les plus grands entre-nœuds ont le plus de lenticelles, en nombre absolu ; *c'est-à-dire que le nombre des lenticelles*, *qui naissent sur un jeune entre-nœud*, *a quelque rapport avec la longueur qu'acquiert ensuite cet entre-nœud.*

Un examen plus attentif montre que *la courbe de production lenticellaire suit l'allure générale des courbes d'accroissement*, *mais que son maximum n'est pas placé exactement au même point que la courbe des allongements des entre-nœuds.* On peut résumer les faits en disant que *la répartition primitive est en rapport avec la vigueur de la végétation* (*indiquée par la*

taille atteinte par la pousse ou par l'entre-nœud) avec le nombre total des entre-nœuds, enfin avec le numéro d'ordre de chaque entre-nœud.

5. — *La taille des lenticelles obéit aux mêmes influences.*

6. — Il existe aussi une répartition spéciale dans chaque entre-nœud. Le nombre des lenticelles est presque toujours plus grand au sommet qu'à la base ; si bien que *sur la région nodale on trouve presque toujours des lenticelles plus nombreuses et plus développées au-dessous de la feuille qu'au-dessus. Il semble exister une influence propre pour le côté foliaire du nœud, car les différences sont moindres ou opposées de l'autre côté.* Cette influence est due à des conditions internes agissant dès le début, mais *persistant encore même après la chute de la feuille.*

7. — D'autres faits analogues, se rapportant aux bourgeons et aux racines que la tige peut produire, permettent de reconnaître que *le voisinage des membres est souvent un lieu d'élection pour les lenticelles.* Hugo Mohl (**6**) et les auteurs suivants avaient donc eu tort de rejeter entièrement la relation que de Candolle (**4**) avait cherché à établir entre la naissance des racines adventives et les lenticelles.

8. — La règle précédente devient du reste tout à fait générale pour la racine, car, *à la base des radicelles, il naît, d'une manière normale, une ou deux lenticelles. Ces lenticelles baso-radicellaires correspondent aux lenticelles sous-stomatiques de la tige, elles sont aussi très hâtives.* Mais elles avortent plus souvent.

9. — Ces lenticelles *primitives* de la racine, comme celles de la tige, sont passivement écartées par l'accroissement. *A partir d'un certain écartement, pour la racine comme pour la tige, il naît des lenticelles secondaires entre les lenticelles primaires.*

10. — Cette production de lenticelles secondaires se maintient indéfiniment. Il en résulte que *la répartition par unité de surface est sans cesse ramenée à une valeur moyenne, oscillant entre des limites peu étendues.*

11. — Le nombre des lenticelles est souvent un peu plus fort à la face inférieure des branches obliques qu'à la face supérieure. *Pour les racines, c'est l'inverse.*

12. — Les dimensions atteintes par les lenticelles dépendent directement de leur nombre par unité de surface : *petites quand elles sont serrées, grandes quand elles sont espacées. La surface lenticellaire totale tend ainsi à se maintenir approximativement la même par unité de surface.*

13. — Cette surface occupée par les lenticelles varie avec les plantes et avec le milieu.

Structure.

14. — On peut, avec Stahl (**15**), distinguer dans la lenticelle des couches analogues à celles du périderme : un *phelloderme*, des *couches subérifiées* et une *région génératrice intermédiaire*. Mais le phelloderme est ordinairement épais et méatifère. Les couches subérifiées sont variables et doivent être désignées simplement par le nom de *couches de fermeture* (*Verschlusschichten*). La région génératrice est également variable. Enfin, on trouve, vers l'extérieur, des cellules arrondies, intercalées entre les couches de fermeture, et sans analogues chez le périderme (1) : ce sont les *cellules comblantes* (*Füllzellen*) ou *substance de remplissage* (*Füllsubstanz*) de Stahl (**15**).

15. — La région qui varie le moins est le *Phelloderme*. Toujours plus épais que dans le périderme, formé de cellules plus petites et arrondies, à méats bien visibles, disposées en séries rayonnantes, riches en amidon, et aussi en chlorophylle, quand la lumière leur arrive.

16. — La *Couche génératrice*, appelée par Stahl couche de rajeunissement (*Verjüngungschicht*), n'est ordinairement pas nettement distincte du phelloderme. Elle représente sa région la plus extérieure, et est formée de cellules également

(1) Sauf peut-être le phelloide (**31**) ?

arrondies, amylifères et souvent chlorophylliennes. Elle peut se réduire à une assise, mais *souvent elle en contient plusieurs, et parfois elle s'étend au phelloderme tout entier.* On pourrait l'appeler *la région du phelloderme qui se cloisonne*. Par tous ces caractères elle est très distincte du *phellogène*, ou assise génératrice du périderme, quoiqu'elle se raccorde avec lui, sur les bords de la lenticelle.

17. — Les lenticelles ordinaires sont toujours limitées, à l'extérieur, par des cellules subérifiées, qui constituent ses *couches de fermeture*. Ces couches sont plus ou moins épaisses, et leurs parties anciennes, tout à fait externes, sont rompues au milieu et rejetées de part et d'autre, où elles forment les lèvres de la lenticelle. Les couches qui ferment ainsi la lenticelle peuvent être très minces, avec une seule assise, ou très épaisses avec des assises nombreuses. Quand elles sont minces, on en compte ordinairement plusieurs, séparées par des cellules comblantes. Quand elles sont épaisses, elles se réduisent souvent à une seule et les cellules comblantes ordinaires sont moins abondantes. A ces différences correspondent d'ordinaire des structures spéciales qui permettent de distinguer deux types de lenticelles :

1[er] type. — Couches de fermeture ordinairement minces, représentées par un petit nombre d'assises de *cellules intimement unies*, *à méats nuls*, *ou très petits*, visibles seulement en coupe tangentielle.

2[e] type. — Couches de fermeture souvent épaisses, comprenant des assises nombreuses de *cellules arrondies, laissant entre elles des méats grands et bien visibles*, *même en coupe transverse*.

Les couches de fermeture du premier type sont plutôt comparables à du vrai liège, celles du deuxième type à des cellules comblantes subérifiées.

18. — Dans les deux types de lenticelles, on rencontre aussi des cellules comblantes ordinaires, le plus souvent non subérifiées : *Cellules courtes ou allongées*, *mais toujours*

arrondies, à parois minces, faiblement attachées les unes aux autres, et qui meurent d'ordinaire de bonne heure. Ces cellules comblantes forment des couches plus ou moins épaisses, qui séparent les couches de fermeture, et qui se feutrent dans les bourrelets latéraux ou lèvres de la lenticelle.

19. — Les lenticelles aquatiques ont d'ordinaire une structure beaucoup plus simple que celle que nous venons d'indiquer. Leur phelloderme est souvent mince ou nul, les couches de fermeture manquent, la lenticelle est réduite, presque en entier, à un amas de cellules comblantes non subérifiées, très analogue à *l'aérenchyme* de Schenck (**50**).

Origine.

20. — Au point de vue de l'origine on peut distinguer deux sortes de lenticelles : 1° *Lenticelles primaires, naissant de bonne heure en un point déterminé par un organe, stomate, racine, moins souvent bourgeon*; — 2° *Lenticelles secondaires, naissant tardivement en un point non déterminé par un organe.*

21. — *Toutes les fois que les stomates existent, il tend à se produire une lenticelle au-dessous, ordinairement dans l'écorce, parfois dans le péricycle.* Mais un nombre trop grand de stomates peut déterminer des avortements partiels ou complets. *Un certain nombre de tiges n'ont jamais de stomates, leur lenticelles sont tardives et se produisent au voisinage des bourgeons, après la chute de la feuille.*

La naissance des lenticelles à la base des jeunes radicelles est aussi une règle générale, quoique également troublée par des avortements.

22. — Les lenticelles primaires s'établissent d'ordinaire aux dépens des tissus primaires (écorce ou péricycle), les lenticelles secondaires, aux dépens des tissus secondaires (périderme ou liber secondaire). Dans tous les cas, le périderme s'établit à peu près au même niveau.

23. — La naissance d'une lenticelle quelconque est tou-

jours due à une prolifération cellulaire locale, accompagnée de la formation de méats.

24. — Cette naissance a toujours lieu dans des tissus superficiels. *Quand l'écorce est persistante, la lenticelle s'y produit* (la plupart des tiges, racines d'*Ilex*, *Aralia*, *Tamus*, *Asphodelus*). Quand l'écorce tombe de bonne heure, la lenticelle n'y est qu'ébauchée, et *elle s'établit définitivement aux dépens du péricycle* (la plupart des racines, tiges de certaines Spirées.)

25. — Les lenticelles qui naissent aux dépens du périderme se forment non pas, comme le croyait Stahl (**15**), spécialement dans le phellogène, *mais aussi aux depens du phelloderme*.

26. — Du reste, la distinction d'origine, dans des tissus primaires ou secondaires, n'a pas l'importance que lui attribuait Stahl; car ces tissus s'équivalent pour la formation des lenticelles, et parfois l'équivalence est simultanée sur les faces d'une même branche (*Tilia*).

Accroissement continuel et évolution.

27. — La lenticelle est un organe en voie d'accroissement continuel, mais aussi en voie de continuelle destruction. C'est pourquoi elle garde des dimensions toujours petites. L'accroissement est représenté par une *prolifération* continue de nouveaux éléments arrondis, la destruction par la mort ou la scléro-subérification puis le rejet au dehors d'éléments anciens ou récents. La scléro-subérification, comme la mort, est due à l'action du milieu extérieur sur les éléments que la prolifération a mis plus ou moins à nu. Nous résumons cette action spéciale sous le nom de *cicatrisation*.

28. — La lutte entre ces deux phénomènes inverses : prolifération, cicatrisation, constitue l'évolution de la lenticelle. Cette évolution commence dès la naissance et se poursuit indéfiniment. Elle suit des phases plus ou moins

marquées selon que l'action du milieu extérieur est graduelle ou intermittente.

29. — Lorsque la lenticelle est close par des couches de fermeture minces, qui se rompent entièrement, chaque rupture occasionne une variation brusque et considérable ; c'est ce qui a lieu dans la plupart des lenticelles du premier type et dans plusieurs du second, c'est-à-dire dans la grande majorité des lenticelles.

30. — Quand la fermeture est très épaisse, sa rupture est en général incomplète et progressive, de telle sorte que cette fermeture se refait en dedans à mesure qu'elle se brise au dehors (lenticelles du deuxième type).

31. — Mais pour la plupart des lenticelles il peut se produire une *rupture totale* des fermetures, spécialement au printemps, et c'est alors que se produisent les modifications les plus considérables.

32. — Les modifications qui suivent une rupture partielle ou totale mais brusque, sont, suivant les niveaux et les moments : *l'hypertrophie, la mortification, la subérification accompagnée ou non de sclérose, enfin le déplacement centripète de la région génératrice.* Ces modifications peuvent être successives ou simultanées et ne se succèdent pas nécessairement dans le même ordre.

33. — L'*hypertrophie*, faible d'ordinaire chez les jeunes lenticelles, est souvent forte chez les lenticelles adultes; elle est caractérisée par un accroissement rapide non accompagné de cloisonnements. *Les cellules qui grandissent sont tout d'abord celles de la couche génératrice, puis celles du phelloderme. Les cellules ainsi rapidement transformées constituent les cellules comblantes*. L'arrêt de l'hypertrophie est dû, soit à la résistance mécanique d'une fermeture soulevée, soit à la dessiccation. Dans ce dernier cas, les cellules externes sont tuées.

34. — Par suite de cette transformation *la couche génératrice disparaît souvent entièrement de la lenticelle; il faut que celle-ci en reconstitue une nouvelle dans ses parties profondes.*

35. — La *subérification* porte sur des éléments différents selon le mode de rupture.

36. — *Quand il y a rupture totale*, la subérification frappe toujours des cellules adultes non hypertrophiées appartenant au phelloderme ou à l'écorce. Cette subérification est alors hâtive et donne une fermeture imparfaite percée de grands méats. Elle est suivie par l'apparition de cloisonnements dans les cellules sous-jacentes, c'est-à-dire par l'apparition d'une nouvelle couche génératrice plus profonde, qui remplace celle que l'hypertrophie a fait disparaître.

37. — *Quand la rupture n'est que partielle mais brusque*, c'est-à-dire quand elle porte sur une fermeture mince, au-dessous de laquelle la lenticelle conserve encore au moins une fermeture intacte, une couche génératrice nouvelle apparaît aussi dans les profondeurs de la lenticelle, mais moins profondément. Elle naît à la limite des cellules hypertrophiées, par cloisonnement tangentiel de une à trois assises du phelloderme. *Cette couche génératrice nouvelle précède alors l'apparition d'une fermeture subérifiée.* C'est elle qui donne naissance à cette nouvelle fermeture par la subérification hâtive des cellules externes détachées par le premier cloisonnement. L'assise ainsi subérifiée est très analogue au vrai liège, elle est du reste très peu méatifère. Ensuite la nouvelle couche génératrice ne produit guère que du phelloderme, et celui-ci reprend ainsi peu à peu son épaisseur primitive, diminuée par l'hypertrophie. Ce cas est le plus fréquemment réalisé, au moins chez les lenticelles aériennes.

38. — *Quand la rupture est lente et progressive*, s'effectuant seulement sur une faible partie d'une fermeture épaisse (deuxième type), toutes les transformations précédentes (l'hypertrophie réduite à l'arrondissement des cellules, le déplacement centripète des cloisonnements et la subérification) s'effectuent assises par assises, en direction centripète, dans la couche génératrice. Celle-ci se reconstitue alors à nouveau, elle semble rester fixe et réparer sans cesse à l'intérieur la couche de fermeture par un cloisonnement cen-

tripète, suivi de subérification. Mais très souvent des variations plus fortes de la rupture entraînent des déplacements centripètes plus considérables, comme dans le cas précédent, montrant aussi que le type évolutif est toujours le même et n'a varié que quantitativement. Tous les passages existent entre un simple cloisonnement centripète et les grands déplacements centripètes de la couche génératrice.

39. — Ces diverses phases se réalisent dès les premiers âges de la lenticelle avec des particularités secondaires. L'étude spéciale du Sureau le montre avec évidence.

40.— Les *cellules comblantes* ne sont cependant pas toujours et uniquement des cellules de la couche génératrice et du phelloderme plus ou moins hypertrophiées. Il peut s'en produire aussi par une sorte de cloisonnement centripète. Les deux origines peuvent coexister dans une même lenticelle, surtout quand elle est jeune. Mais il est impossible de distinguer les cellules comblantes d'après leur origine. La subérification peut aussi frapper assez souvent les cellules comblantes.

PHYSIOLOGIE.

Il existe une physiologie propre de la lenticelle, indépendante du rôle que ces organes peuvent remplir dans la plante. C'est cette physiologie seule que j'ai cherché à étudier.

Porosité de la lenticelle.

1. — Les lenticelles sont généralement poreuses, grâce à la communication de leurs méats avec l'extérieur à travers les couches de fermeture. *Toutefois une fermeture complète peut exister très souvent non seulement en hiver, mais à toute époque de l'année.*

2. — Même lorsque la porosité existe, les couches subérifiées sont toujours moins poreuses que les couches phellodermiques. *La lenticelle est toujours plus ou moins fermée par une ou plusieurs couches de cellules subérifiées*

à méats petits ou sans méats communiquant entre eux.

3. — Le degré de porosité varie avec la saison et avec les conditions extérieures ; et la transpiration lenticellaire varie dans le même sens.

Influences des actions extérieures.

4. — Une lenticelle placée dans l'eau s'hypertrophie. Ce phénomène, connu depuis longtemps, n'avait pas suffisamment attiré l'attention. Cependant de Bary (**65**) a souligné l'importance de cette particularité remarquable qu'il désigne sous le nom d'*hygroscopicité*.

5. — Cette hypertrophie est un phénomène très général, observé sur un grand nombre de plantes. Elle se produit non seulement dans l'eau mais aussi dans l'air humide, par simple arrêt de la transpiration. L'eau semble venir toujours de l'intérieur de la plante.

6. — L'hypertrophie porte exclusivement sur les cellules de la couche génératrice et du phelloderme, elle est accompagnée d'un déplacement de la couche génératrice vers l'intérieur. Elle est identique à celle qui se produit de temps à autre dans les lenticelles aériennes. La lenticelle transformée a une structure identique à celle des lenticelles aquatiques.

7. — En ménageant la transpiration propre des lenticelles, on peut obtenir à volonté les diverses phases de l'évolution des lenticelles, transformer une lenticelle aquatique en lenticelle aérienne, ou inversement; déterminer l'hypertrophie, les cloisonnements, les transformations chimiques des membranes.

Influences internes.

8. — Étant donnée cette grande influence de l'humidité extérieure sur la lenticelle, on doit s'attendre à trouver une influence analogue de la part de l'humidité interne, ou *hydrose propre des tissus*. On observe, en effet,

que le développement propre de chaque lenticelle est en corrélation avec le nombre des stomates, ou des lenticelles que porte la tige, avec l'existence de la chlorophylle, avec le développement des surfaces foliaires, avec l'humidité du milieu et avec la saison. Le lien essentiel qui établit des relations si diverses est *le niveau d'hydrose intérieure* de l'organe; car, de ce niveau, dépend directement l'hydrose propre de la lenticelle. Les lenticelles, perdant sans cesse de l'eau, luttent avec tous les organes ou facteurs de la transpiration générale.

9. — L'hydrose n'est pas le seul facteur. Les cellules de la lenticelle paraissent toujours riches en *substances osmotiques* qui leur permettent d'exercer sur l'eau une attraction supérieure à celle des tissus voisins. C'est par cette richesse osmotique particulière que l'on peut s'expliquer la puissance de prolifération et d'hypertrophie de ses cellules. L'existence et la structure des *ébauches herbacées* s'expliqueraient par une richesse osmotique moindre que dans les lenticelles ordinaires.

10. — L'apparition et la réapparition des lenticelles aux places où elles étaient disparues indiquent que *la lenticelle est déterminée à naître par sa situation*; ce sont des conditions internes qui provoquent son apparition, c'est-à-dire la formation d'un parenchyme lenticellaire aux dépens d'un parenchyme quelconque.

Physiologie de l'accroissement.

11. — La puissance d'accroissement est tout d'abord générale dans toutes les cellules de la jeune lenticelle. Cette puissance remarquable peut reparaître à tout âge, dans une cellule quelconque, l'état adulte n'est jamais atteint qu'en apparence.

12. — Mais de très bonne heure la prolifération se localise dans une couche peu épaisse, comprenant une à trois assises, et aussi externe que possible.

13. — Les causes de cette localisation sont :

1° Une richesse osmotique plus grande que partout ailleurs, causée elle-même par ce fait que la transpiration détermine une accumulation locale de substances osmotiques (Jumelle, **60**; Palladine, **57** et **61**).

2° Une résistance mécanique moindre pour ces cellules, à cause de leur situation superficielle.

14. — L'hyper ou l'hypohydrose de cette couche génératrice déterminent la transformation définitive de ses cellules, et permettent à des cellules plus profondes de croître en se cloisonnant, déplaçant ainsi la région génératrice.

15. — Le sens de la prolifération, c'est-à-dire la succession centripète ou centrifuge des cloisonnements, reconnaît les mêmes causes que les déplacements de la région génératrice.

16. — La lenticelle se montre ainsi comme un organe en voie de continuelle adaptation par rapport à l'eau, interne et externe, qui rompt à chaque instant cette adaptation, et qui pourtant se réadapte aussitôt.

17. — On peut faire remonter l'évolution particulière à chaque type de structure, à une propriété de la jeune cellule qui doit se subérifier. Dans le premier type de structure la subérification est très hâtive, la jeune cellule n'a pas eu le temps de s'arrondir. Dans le second type la cellule s'arrondit avant de se subérifier. La porosité, l'épaisseur, le mode de rupture, etc., dérivent de cette différence initiale.

18. — L'adaptation de la lenticelle aux conditions naturelles, externes et internes, se rapporte toujours à l'hydrose propre de la lenticelle; elle est directement influencée par la transpiration propre de la lenticelle, indirectement par la transpiration générale. L'influence du milieu et celle de la saison sont des résultats de cette adaptation.

19. — La *cellule lenticellaire* est avant tout caractérisée par sa forme arrondie. Cette forme résulte à la fois de sa richesse osmotique et de la faible résistance de la lamelle moyenne des parois.

20. — Cette cellule ne se met à croître que lorsque ses parois subissent une tension suffisante. Au-dessous de cette tension minima l'accroissement est nul.

21. — Toutes les transformations chimiques qui se produisent dans la paroi correspondent à une perte d'eau (cutinisation, subérification, lignification). La nature de la transformation dépend, en particulier, de la grandeur et de la vitesse avec laquelle s'établit l'hypohydrose.

22. — Tous les caractères de la lenticelle sont donc dus aux propriétés de la cellule elle-même. On pourrait définir une lenticelle : Une région étroite, superficielle, à cellules riches en substances osmotiques et capables par là de s'arrondir (d'où la porosité lenticellaire) et de s'accroître, ou bien de modifier chimiquement leurs parois, de telle sorte que les cellules sous-jacentes soient protégées.

23. — D'autre part, les phénomènes dont la lenticelle est le siège sont susceptibles de nous éclairer sur les conditions physiologiques de l'accroissement et de la différenciation de la cellule et des tissus en général.

Nature des lenticelles.

24. — Les lenticelles diffèrent du périderme par de nombreux caractères. Elles ressemblent davantage au tissu cicatriciel, d'un côté par leur liège qui ressemble plus au liège traumatique qu'au liège ordinaire, d'un autre côté par la prolifération dont elles sont le siège et qui est analogue à celle qui donne le *callus*. Mais leur origine et l'existence de la porosité et d'une prolifération indéfinie, distinguent profondément les lenticelles des simples cicatrices. On pourrait plus justement les rapprocher de l'*aérenchyme*, à la condition de modifier la conception que Schenck (**50**) s'est faite de ce tissu. D'autre part, des relations inattendues se sont dévoilées entre la production de parenchymes séparateurs (chute des feuilles) et la prolifération lenticellaire. De

toutes les comparaisons qu'on peut faire, résulte avec évidence que les lenticelles sont des organes ayant une autonomie propre.

25. — On peut adopter la définition suivante : *Les lenticelles sont de petites plages localisées de parenchyme méatifère en prolifération continuelle et en continuelle évolution, capables de s'hypertrophier ou de se cicatriser, selon les conditions d'humidité extérieures et intérieures, en s'adaptant sans cesse à ces conditions.*

Fonctions des lenticelles.

26. — Grâce à leur porosité, les lenticelles servent certainement dans une large mesure aux échanges gazeux généraux de l'organe. Mais il serait faux de dire que les lenticelles existent en vue de ces échanges. Car :

1° Bien souvent les lenticelles sont absentes ou insuffisantes.

2° Assez souvent aussi la plante possède des plages poreuses différentes des lenticelles et servant à l'aération.

3° On peut reconnaître expérimentalement que l'ouverture et la fermeture des lenticelles ne sont pas provoquées par les besoins d'aération. Ces besoins n'ont aucune influence directe sur le développement ni sur la porosité des lenticelles.

27. — Par leur physiologie propre, qui détermine une adaptation continuelle aux conditions d'humidité, extérieures et intérieures, les lenticelles sont des régulateurs automatiques de l'hydrose interne et de la transpiration générale. Ce sont donc, avant tout, des organes de transpiration si l'on tient à les définir d'après leur fonction.

28. — La plante les utilise aussi, très efficacement, pour les échanges gazeux proprement dits, mais les variations indépendantes de la porosité lenticellaire gênent probablement ces échanges dans certains cas.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Guettard, *Sur les corps glanduleux des plantes, leurs filets ou poils et les matières qui suintent des unes ou des autres.* Mém. Acad. des Sc., 1745, p. 268.
2. Duhamel, *Physique des arbres*, I, p. 6, 1758.
3. Dupetit-Thouars, *Essais sur la végétation*, 1809, p. 222.
4. De Candolle, *Premier Mémoire sur les lenticelles des arbres et le développement des racines qui en sortent.* Ann. Sc. nat., 1re série, t. VIII, 1826, p. 5.
5. Agardh, *Organographie der Pflanzen*, 1831, p. 128.
6. Hugo Mohl, *Sind die Lenticellen als Wurzelknospen zubetrachten* ? Flora 1832, p. 65, et Vermischte Schriften, p. 229.
7. Ernest Meyer, *Sur les métamorphoses des plantes.* Linnœa, t. VII, 1832, p. 447.
8. A. de Candolle, *Introduction à l'étude de la botanique*, vol. I, p. 37.
9. Hugo Mohl, *Untersuchungen über die Lenticellen.* Vermischte Schriften, Bot., p. 233; analysé aussi dans Ann. Sc. nat., t. X, 1838, p. 33.
10. Unger, *Ueber die Bedeutung der Lenticellen.* Flora, 1836; analysé dans Ann. Sc. nat., t. X, 1838, p. 46.
11. Germain de Saint-Pierre, *Observations sur l'origine et la nature des lenticelles.* Bull. Soc. bot. de France, t. II, 1855, p. 609.
12. Clos, *Lenticelles et Rhizogènes.* Bull. Soc. bot. de France, t. IV, 1857, p. 907.
13. Gibelli, *Sol Protomices violaceus Cesati e sulle Lenticelle.* Atti della VI riunione degli scienziati italiani, p. 511.
14. Trécul, *Remarques sur l'origine des lenticelles.* C. R. Acad. des Sc., t. LXXIII, 1871, p. 15.
15. Stahl, *Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen.* Bot. Zeitung, 1873, p. 560.
16. Germain de Saint-Pierre, *Observations relatives à l'étude des lenticelles.* Bull. Soc. bot. de France, t. XXI, 1874, p. 32 et 224.
17. Costerus, *Het Wezen der Lenticellen en hare verspreiding in het plantenrijk.* Academisch proefschrift. Utrecht, 1875. — *Sur la nature des lenticelles et leur distribution dans le règne végétal*, Arch. néerl., 1875, p. 385.
18. Haberlandt, *Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen.* Sitzb. der k. Akad. der Wissensch., I, 1875.
19. O.-L. Müller, *Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Verbreitung der Lenticellen.* Inaug. Diss. a. d. Uniy. Leipzig, Kaschau, 1877.

20. D'Arbaumont, *Observations sur les stomates et les lenticelles du Cissus quinquefolia*. Bull. Soc. bot. de France, t. XXIV, 1877, p. 18 et 48.
21. Mer, Lettre sur les lenticelles, à propos de l'observation de M. d'Arbaumont. Bull. Soc. bot. de France, t. XXIV, 1877, p. 66.
22. Wiesner, *Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen*. Sitzb. d. Wiener Akad., 1879.
23. Hohnel, *Ueber kork und verkorkte Gewebe überhaupt*. Sitzb. d. k. Akad. d. W., in Wien, 1877, 1 Abtheilung, Bd. 176.
24. Stapf, *Ueber eine merkwürdige Form von Lenticellen*. Verhandlungen der Zool. Bot. Gesellschaft in Wien, 1879.
25. Licopoli, *Gli stomi e le glandole nelle plante*. Atti della R. Accademia delle scienze, fisiche et matematiche, vol. III, n° 5 ; analysé dans le Bull. Soc. bot. de France, t. XXVII, p. 151.
26. J. Kreuz, *Entwickelung der Lenticellen an beschatteten Zweigen von Ampelopsis hederacea*. Sitzungsberichte d. k. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. LXXXIII, p. 228.
27. H. Potonié, *Anatomie der Lenticellen der Marattiaceen*. Jahrbücher des k. bot. Gartens und Museums in Berlin, Bd. I.
28. D'Arbaumont, *La tige des Ampélidées*. Ann. Sc. nat., 6e série, t. XI, p. 186.
29. M. Treub, *Sur le Myrmecodia echinata Gaudich*. Observ. sur les plantes grimpantes du Jardin botanique de Buitenzorg. Ann. du J. bot. de Buitenzorg, vol. III.
30. Klebahn, *Ueber die Structur und die Fonction der Lenticellen, sowie über den Ersatz bei einigen lenticellenfreien Holzgewächsen*. Berichte d. deutsch bot. Ges., Bd. I, 1883.
31. Klebahn, *Die Rindenporen*. Inaug. dissert. aus Jenaische Zeitschr. fur Naturw., Bd. XXVII, 1884.
32. A. Zahlbruckner, *Neue Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen*. Verhandl. der k.k. zool. bot. Gesel. in Wien, XXXIV, 1884.
33. Klebahn, *Ueber Wurzelanlagen unter Lenticellen bei « Herminiera Elaphroxylon » und « Solanum dulcamara »*. Flora, 1891, p. 125-139.
34. Devaux, *Hypertrophie des lenticelles de la pomme de terre et de quelques autres plantes*. Bull. Soc. bot. de France, 1891.
35. Devaux, *Étude expérimentale sur l'aération des tissus massifs*. Ann. Sc. nat., t. XIV, 1891.
36. Devaux, *Sur la respiration des cellules à l'intérieur des tissus massifs*, C. R. Ac. Sc., février 1891.
37. Devaux, *Porosité des tiges ligneuses*. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux, t. V, 4e série, 1894.
38. D.-H. Scott, and G. Brebner, *On the secondary tissues in certain Monocotyledons*. Ann. of. Bot., vol. VII, 1893, p. 51.
39. Weisse, *Ueber Lenticellen und verwandte Durchlüftungseinrichtungen bei Monocotylen*. Berichte der deut. Bot. Gesel., 1897, p. 303.
40. Devaux, *Perméabilité des troncs d'arbres aux gaz atmosphériques*. C. R. Acad. Sc., déc. 1897.
41. Devaux, *Echanges gazeux des tiges ligneuses*. Proc.-verb. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux, 3 mars 1898.
42. Devaux, *Origine de la Structure des lenticelles*. C. R. Ac. Sc., 16 mai 1898.
43. Devaux, *Asphyxie spontanée et production d'alcool dans les tissus profonds des tiges ligneuses poussant dans les conditions naturelles*. Proc.-verb. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux, 18 mai 1899, et C. R. Acad. Sc., t. CXXVIII, mai 1899.

44. W.-H. de Vries et P. Harting, *Monographie des Marattiacées suivie des recherches sur l'anatomie et l'histiogénie du genre Angiopteris*, etc., Leyde, 1853.
45. Devaux, *Porosité du fruit des Cucurbitacées.* Revue générale de Botanique, t. III, 1891.
46. Van Wisselingh, *Sur la lamelle subéreuse et la subérine*, Archives Néerl., t. XXVI, 1893.
47. E. Gilson, *La Subérine et les cellules du liège.* La Cellule, 1890, t. VI, p. 67 à 110 avec 1 pl.
48. Devaux, *Accroissement tangentiel des tissus situés à l'extérieur du cambium.* Mém. de la Soc. des Sc. phys. et nat. de Bordeaux, 2 mars 1899, et C. R. Acad. des Sc., 24 avril 1899.
49. Massart, *La cicatrisation chez les végétaux.* Mémoires couronnés de l'Acad. roy. de Belgique, t. LVII, 1898.
50. H. Schenck. *Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen*, avec 6 planches. Jahrbücher für Wiss. Bot. Pringsheim, 1889, p. 526.
51. Baranetsky, *Épaississement des parois des éléments parenchymateux.* Ann. Sc. nat., t. IV, 7e série, 1886, p. 135.
52. Schrenck, *Œdema in Roots of Salix*, Bot. Gazette, XXIV (1897), p. 52-54 (2 fig.).
53. Schellenberg, *Beiträge zur Kenntniss der verholzten Zellmembran.* Pringsheim Jahrbücher für wiss. Bot., XXIX, 1896, p. 237-266.
54. Dr Friedrich Georg Kohl, *Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung Pflanzlicher gewebe.* Braunschweig, 1886.
55. J. Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones.* Ann. Sc. nat. Bot., 6e sér., XVI, 1883, p. 5.— *Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques.* Ann. Sc. nat. Bot., 6e sér., XIX, 1884, p. 28. — *Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e sér., I, 1885, p. 135.
56. A. Lothelier, *Influence de l'état hygrométrique de l'air sur la production des piquants.* Bull. Soc. bot. de France, 1890. — *Influence de l'éclairement sur la production des piquants des plantes.* C. R. Acad. des Sc., janv. 1891. — *Recherches anatomiques sur les épines et les aiguilles des plantes*, et *Influence de l'état hygrom.*, etc., Le Bigot, Lille, 1893 — avec un résumé dans Revue générale de Botanique, 1893.
57. Palladine, *Transpiration als Ursache der Formänderung etiolirten Pflanzen.* Ber. der deutsch. bot. Ges., janv. 1891.
58. Wiesner, *Formanderungen von Pflanzen bei Cultur im absolut feuchtem Raume und in Dunkeln.* Ber. der deutsch. bot. Ges., mars 1891.
59. Wortmann, *Beiträge zur Physiologie des Wachsthums*, etc. Bot. Zeitung, 1889.
60. Jumelle, *Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles.* Revue générale de Botanique, 1889.
61. Palladine, *Aschengehalt der etiolirten Blätter.* Berichte der deutschen bot. Ges., avril 1892.
62. Ludwig Jost, *Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen.* Bot. Zeitung, 45 Jahrg. 1887, p. 601.
63. Godlewski, *Ueber die Beeinflussung des Wachsthums der Pflanzen durch aüssere Factoren.* Anzeiger der Akad. der Wissenschaften in Krakau, juin 1890. — Voir aussi déc. 1890 et *Studyja nad Wyrostem Roslin*, Cracovie, 1891.

64. Stange, *Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachsthum bei einigen phanerogamen Pflanzen.* Bot. Zeitung, 1892.

65. De Bary, *Vergleichende Anatomie*, 1877.

66. H. Devaux, *Hypertrophie des lenticelles.* Proc.-verb. Soc. sc. phys. et nat. de Bordeaux, 29 juin 1893.

67. E. Devaux, *L'Oligidipsie et ses rapports avec l'Herpétisme de M. Lancereaux. Hypothèse d'un état hypohydre constitutionnel*, Bordeaux, imp. Vve Cadoret, 1889.

68. De Vries, *De l'influence de la pression du liber sur la structure et le développement des couches annuelles.* Archives néerlandaises, 1876, p. 1 à 47.

69. J. Wiesner, *Ueber das Saftperiderm.* Œsterreichische botanische Zeitschrift, 1890, p. 107-111.

70. R. Hegler, *Histochemische Untersüchungen verholzter Membranen, ein Beitrag zur Physiologie des Gewebe-Metamorphose.* Flora Neue Reiche, 48 Jahrg. 1890, Heft. I, p. 31-161.

71. Edmond Gain, *Rôle physiologique de l'eau dans la végétation.* Ann. des Sc. nat., 7e série, t. XX, 1895.

72. Wiesner, *Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung*, Bot. Zeitung, janvier 1889.

EXPLICATION DES PLANCHES

Remarque préliminaire. — **La plupart des figures ont été dessinées d'abord à la chambre claire. Les parois subérifiées ont été représentées partout par un trait plus épais. Le plus souvent l'épaisseur réelle n'était pas notablement augmentée par la subérification, mais c'était le seul moyen facile, à défaut des colorations, de donner une représentation fidèle de cette importante différenciation chimique.**

PLANCHE I

Fig. 1. — *Aralia Sieboldii.* — Lenticelle de la tige. — *ef*, file de cellules subérifiées à parois peu épaisses, arrondies, séparées par de grands méats ; *ab*, région où les cellules subérifiées étaient plus aplaties et plus intimement unies ; *c.cl*, couche génératrice ; *pd*, phelloderme lenticellaire. *ep*, épiderme ; *per*, périderme ; *co*, collenchyme cortical ; *cs*, canal sécréteur. (Gr. 60.)

Fig. 2. — *Aralia Sieboldii.* — Portion d'une autre lenticelle plus grossie, pour montrer a région génératrice avec cloisonnements simultanés dans des cellules superposées (*cl*) ; *pd*, cellules du phelloderme ; *co*, cellules subérifiées. Dans cette lenticelle, recueillie sur la base de la tige, près du sol, la subérification était plus tardive qu'elle ne l'est habituellement. (Gr. 225.)

Fig. 3. — *Populus pyramidalis.* — Coupe transverse d'une petite racine faite au point d'où sort une radicelle R. Une lenticelle L, bien développée, se trouvait à côté ; *cc*, files de cellules comblantes ; *f*, couche de fermeture ; *per*, périderme. (Gr. 12.)

Fig. 4. — *Malus communis.* — Coupe transverse d'une racine de 0,6 millim. de diamètre montrant deux lenticelles baso-radicellaires, l'une ouverte L, l'autre fermée L' ; *ec*, restes de l'écorce primaire ; *per*, périderme. (Gr. 35.)

Fig. 5. — *Salix alba.* — Petite portion d'une lenticelle de la tige, examinée à la fin d'octobre. — *mn*, cellules à parois un peu épaissies et subérifiées séparées par des méats ; *m'n'*, cellules du phelloderme, également séparées par des méats ; *nn'*, cellules intimement unies, sans méats visibles, déterminant une fermeture complète de la lenticelle (3 à 6 assises). L'assise la plus interne des couches subérifiées avait une paroi externe, *p*, plus épaisse qu'ailleurs. Cette paroi est ici (au centre de la lenticelle), à peine plus épaisse. Mais à mesure qu'on s'éloignait du centre de la lenticelle, en allant vers la périphérie, on voyait cette paroi externe devenir de plus en plus épaisse ; elle se raccordait à la fin à une assise semblable du périderme ; la plus interne aussi. — (*Nota.* C'est par une erreur de dessin que la cloison de la cellule sous-jacente, située entre *p* et *pg*, est représentée par un trait fort. En réalité, elle avait la minceur de la cloison voisine située au même niveau.) (Gr. 430)

Fig. 6. — *Melilotus macrorhiza.* — Lenticelle très développée, située sur un entre-nœud du bas de la tige, examinée en décembre. *ff'*, couche de fermeture ; *cc'* cellules comblantes ; *pd*, périderme ; *fa*, faisceaux ; *rm*, rayons médullaires. (Gr. 40.)

Fig. 7. — Portion *ab* de la lenticelle précédente, plus fortement grossie. — *cc*, cellules comblantes ; *cs*, cellules subérifiées constituant la fermeture *ff* de la figure précédente ; *pd*, phelloderme dans lequel il s'effectue des cloisonnements *cl*, simultanés à plusieurs niveaux, de telle sorte qu'il n'existe pas de couche génératrice distincte ; *cl'*, cloisons radiales apparues dans le parenchyme sous-lenticellaire. (Gr. 300.)

Fig. 8. — *Robinia pseudacacia.* — Coupe transverse d'une racine montrant deux lenticelles baso-radicellaires très-développées, LL', avec nombreuses couches de fermeture non éclatées ; *Rd*, radicelle (Gr. 50.)

Fig. 9. — *Pittosporum undulatum.* — Petite portion d'une lenticelle baso-radicellaire. Les cellules subérifiées *cs* sont toutes arrondies, leurs parois sont épaisses jusqu'au contact de la zone génératrice. Dans celle-ci, les cloisons 1, 2, 3, sont de plus en plus minces. Le cloisonnement est donc nettement centrifuge, il engendre seulement du phelloderme *pd*. (Gr. 225.)

Fig. 10. — *Coriaria myrtifolia.* — Lenticelle d'une tige d'un an, recueillie au mois de mai, à l'époque de la floraison. — *cc*, cellules comblantes dont une, *s*, est subérifiée ; *ff'* couche de fermeture rompue ; *ff*, couche intacte ; *cg*, couche génératrice située au contact d'une autre fermeture subéreuse intacte et n'engendrant que du phelloderme. — *pd*, file de cellules dans le phelloderme ; *ep*, épiderme ; *l*, liège péridermique ; *pg*, phellogène ; *la*, lacune ; *end*, endoderme avec cellules simplement munies de ponctuations de Caspary au contact du péricycle mou, mais entièrement subérifiées au contact des faisceaux fibreux, *fi*. (Gr. 65.)

PLANCHE II

Fig. 11. — *Rhamnus Frangula.* — Jeune lenticelle sous-stomatique (juin). La coupe a été traitée par la macération de Schultze à froid, puis colorée au brun Bismarck. — *st*, stomate ; *a*, cellules corticales non agrandies ; *b*, cellules corticales agrandies radialement et cloisonnées ; *ep*, épiderme ; *ls*, liège péridermique formant une couronne autour de la jeune lenticelle ; la lamelle de subérine s'est chiffonnée par l'action de la macération de Schultze, et colorée en brun par le brun Bismarck. — La cuticule recouvrant l'épiderme était également colorée en brun, elle s'étendait à partir de la chambre sous-stomatique entre les cellules externes de la jeune lenticelle ; *co*, collenchyme. (Gr. 240.)

Fig. 12. — Portion plus grossie de la même coupe, montrant l'aspect particulier de la cutine intercellulaire. *cu*, cuticule ; *ep*, épiderme ; *m*, *m'*, méats ; *c.cl*, cellule corticale cloisonnée. (Gr. 700.)

Fig. 13. — *Æsculus Hippocastanum.* — Portion d'une coupe de la racine principale encore très jeune, et n'ayant aucune radicelle sortie. La section est faite à environ 25 millimètres de l'extrémité, elle passe par l'ébauche *Rd*, d'une très jeune radicelle. *pr*, poils radicaux ; *fa*, faisceaux du bois ; *py*, péricycle. — 14 et 15, petites portions d'écorce représentées plus grossies aux figures 14 et 15. (Gr. 20.) — (Le dessinateur a interverti les numéros par erreur : le n° 14 de la fig. 13 correspond à la fig. 15, le n° 15 à la fig. 14.)

Fig. 14. — Portion d'écorce de la coupe précédente (inscrite avec n° 15) vue

à un plus fort grossissement. Cette portion est prise dans la région externe, mais exactement au-dessus de la radicelle. Une fente commence à se produire en F, une autre, moins accentuée, existait en F'. Les cellules correspondantes ont lignifié leurs parois *lg*. Les cellules de l'écorce *ec*, comparées à celles de la figure 15, sont très notablement agrandies, et séparées par de plus grands méats. (Leur déformation paraît due à l'action de l'alcool.) *pr*, poils radicaux; *as*, assise subéreuse. (Gr. 200.)

Fig. 15. — Autre portion d'écorce de la coupe 13 (inscrite avec n° 14), prise non en face de la jeune radicelle, et pour laquelle ces modifications ne se sont pas produites ; *ap*, assise pilifère ; *as*, assise subéreuse ; *ec*, écorce. (Gr. 200.)

Fig. 16. — *Gleditschia triacanthos.* — Coupe d'une racine montrant la sortie d'une radicelle *Rd*. La petite plage marquée 17 correspond à la figure 17. (Gr. 75.)

Fig. 17. — Portion grossie de la figure précédente montrant les premiers états de la lenticelle baso-radicellaire dans le péricycle; *end*, endoderme; *b*, bois; *lb*, liber; *py*, péricycle ayant subi deux cloisonnements et donnant des cellules arrondies. (Gr. 300.)

Fig. 18. — *Cerasus Padus.* — Racine jeune, ayant exactement 1 millim. de diamètre. La coupe est faite très près de l'insertion d'une radicelle, mais pas tout à fait au même niveau, de sorte que la lenticelle seule est représentée. Le cylindre ligneux offre à ce point une dépression, et l'écorce primaire *ec*, est largement fendue (*ab*) ; *pr*, poils radicaux; *per*, périderme. (Gr. 25.)

Fig. 19. — *Cerasus Padus.* — Jeune lenticelle baso-radicellaire de la figure précédente plus grossie. *ec*, écorce primaire ; *a*, épaississements spéciaux de l'assise sus-endodermique ; *end*, endoderme cloisonné radialement et subérifié, rompu devant la lenticelle ; *c.c*, cellules comblantes, non subérifiées ; *ff*, couche de fermeture, à cellules aplaties, subérifiées, sans méats ; *cg*, couche génératrice ; *ccl*, couche plus profonde en train de se cloisonner, comme toutes les autres cellules sous-lenticellaires jusqu'au cambium *ca* ; *per*, périderme ; *lb*, liber ; *bs*, bois secondaire. (Gr. 225.)

PLANCHE III

Fig. 20. — *Sambucus nigra.* — Stomate caulinaire entièrement développé, mais au-dessous duquel la lenticelle n'a pas commencé à se former. (Gr. 400.)

Fig. 21. — *Sambucus nigra.* — Stomate pris sur un entre-nœud un peu plus âgé du même rameau. La lenticelle a commencé à se développer. On y voyait par transparence quelques cellules subérifiées. Cependant, le stomate était encore intact, il avait même grandi, surtout en élargissant son ostiole. (Gr. 400.)

Fig. 22. — *Sambucus nigra*, 23 mai, deuxième entre-nœud. — Jeune lenticelle. L'épiderme *ep* vient de se rompre à côté du stomate *st*. La cellule voisine *ep* s'est subérifiée, ainsi que plusieurs cellules corticales (*s*). D'autres cellules corticales, situées au-dessous, se cloisonnent (*cl*), et l'épiderme lui-même se cloisonne un peu ; *ab*, file de cellules arrondies et surbaissées issues d'une seule cellule corticale. (Gr. 225.)

Fig. 23. — *Sambucus nigra*, 27 mai, sixième entre-nœud. — Lenticelle plus âgée qui a subi une rupture notable. Les cellules les plus extérieures *c.cl*, se sont mortifiées en se déformant ; au-dessous, une assise en verre

de montre a subérifié ses parois (*sub*), jusqu'à l'épiderme (*ep*). Les cellules sous-jacentes sont hypertrophiées sur deux ou trois assises; *abcd*, assise concave plus profonde, non hypertrophiée, en train de se cloisonner (*cl*); *cl'*, début d'autres cloisonnements; *f*, début du périderme dans l'assise sous-épidermique. (Gr. 225.)

Fig. 24. — *Sambucus nigra*, 6 juin. — Sommet d'une jeune lenticelle, vu de face. Le stomate *st*, et l'épiderme voisin *epm* sont mortifiés, le stomate est entier, l'épiderme est déchiré irrégulièrement. Les cellules épidermiques voisines forment une couronne scléro-subérifiée (*sub*), autour de laquelle existe une zone beaucoup plus large où les cellules épidermiques se cloisonnent. (Gr. 100.)

PLANCHE IV.

Fig. 25. — *Sambucus nigra*, 25 juin. — Lenticelle adulte prise sur un des entre-nœuds les plus âgés de l'année. — *ep. sub*, épiderme subérifié; *ef*, file cellulaire comprenant une cellule génératrice moyenne qui donne en dehors du liège subérifié; en dedans un phelloderme peu épais; *cd*, file semblable, mais ne produisant à l'extérieur que des cellules non subérifiées; *ab*, file cellulaire voisine du milieu de la lenticelle et montrant des cloisonnements simultanés dans des cellules superposées; *g*, *g'*, *g''*, cloisonnements dans des cellules profondes. (Gr. 225.)

Fig. 26. — *Sambucus nigra*. — File cellulaire médiane *ab* de la lenticelle précédente, dessinée avec grand soin à la chambre claire, au point de vue de la forme et de l'épaisseur relative des membranes. Les numéros inscrits en face de chaque cloison indiquent l'ordre possible, sinon probable, d'apparition des cloisons. Le développement est principalement centripète dans son ensemble, et le niveau moyen des cloisonnements reste à peu près constant (Gr. 320.)

Fig. 27. — *Coriaria myrtifolia*, lenticelle adulte, sur un rameau de l'année. — *cc*, *cc'*, cellules comblantes déformées; *ff*, couche de fermeture intacte; *f'f'*, couche de fermeture nouvelle, concave, encore incomplète; entre les deux, hautes cellules comblantes, parfois subérifiées (*s*); *abc*, région non subérifiée, sauf une cellule *b*, tandis qu'à côté, les cellules récentes, comme *e*, ne sont pas encore subérifiées; *dd'*, cloisons dans des cellules profondes; *phd*, phelloderme lenticellaire; *p*, *p'*, lacunes sous les parties latérales de la lenticelle. (Gr. 125.)

PLANCHE V

Fig. 28. — *Coriaria myrtifolia*. — Rupture totale dans une lenticelle d'une tige d'un an, examinée le 4 avril. Les bourgeons voisins commençaient à se développer. Toutes les couches de fermeture *ff*, sont éclatées; une couche subérifiée spéciale *ss'* s'est produite profondément, rejetant du phelloderme sous forme de cellules comblantes *cc*; *pd*, phelloderme non modifié; *per*, périderme; *ab*, portion représentée figure 29. (Demi-schématique, gr. 30.)

Fig. 29. — *Coriaria myrtifolia*. — Portion *ab* grossie de la lenticelle précédente; *pd*, phelloderme non modifié; *sub*, cellules de phelloderme subérifiées, constituant une fermeture imparfaite, traversée par des méats *m*, sans couche génératrice au-dessous; *cc*, cellules de phelloderme plus

ou moins hypertrophiées et rejetées comme cellules comblantes. (Gr. 225.)

Fig. 30. — *Cerasus avium.* — Lenticelle d'une racine *placée à l'air humide* le 28 avril, et examinée le 7 mai ; *ff*, couche de fermeture éclatée ; *ff'*, *ff''*, couches de fermeture intactes ; *a*, assise interne de cellules comblantes récemment hypertrophiées (exceptionnel) ; *b*, couche génératrice hypertrophiée ne présentant plus aucun cloisonnement ; *pd*, phelloderme non modifié ; *sub*, assise phellodermique présentant quelques cellules subérifiées. (Gr. 80.)

Fig. 31. — *Coriaria myrtifolia.* — Portion d'une lenticelle prise sur une tige d'un an, le 9 mai. — *cc*, cellules comblantes ; *f*, assise de cellules intimement unies et subérifiées formant fermeture ; la couche génératrice est immédiatement au-dessous, *cl*, *cl'*, nouvelles cloisons ; *pd*, phelloderme (dont les parois sont dessinées notablement trop épaisses). (Gr. 320.)

Fig. 32. — *Salix alba.* — File de cellules prise dans une lenticelle souterraine d'un rameau de trois ans qui partait de la base du tronc ; 28 juin. *c*, cellule comblante ; *sub*, cellules subérifiées souvent associées par paires, de même que dans la couche génératrice (*cl*), située au-dessous, et dans le phelloderme, *phd*. (Gr. 400.)

Fig. 33. — *Salix alba.* — Autres files appartenant à la même lenticelle ; mêmes lettres ; on voit nettement que les cloisonnements se font à deux ou trois niveaux. (Gr. 400.)

PLANCHE VI

Fig. 34. — *Salix alba.* — Aspect général d'une lenticelle d'un rameau soumis aux expériences relatées, page 153. Rupture totale à ses débuts, c'est-à-dire représentée par une simple fente *o* à travers l'épaisse fermeture subéreuse. Quelques cellules au-dessous de la fente sont lignifiées et subérifiées ; *ep*, épiderme ; *per*, périderme ; *par*, parenchyme cortical. (Gr. 40.)

Fig. 35. — *Salix alba.* — Portion grossie de la lenticelle précédente. *ff'*, couche de fermeture, à cellules arrondies et scléro-subérifiées ; *o*, fente de cette couche ; *hyp*, cellules dont l'hypertrophie a occasionné la rupture ; les cellules situées exactement sous la fente ont scléro-subérifié leurs membranes (*sub*) ; par endroits la modification chimique se réduit à une faible sclérose qui n'atteint qu'une partie de la paroi *lg* ; *cl*, nouveaux cloisonnements. (Gr. 430.)

Fig. 36. — *Aralia Sieboldii.* — La plante à laquelle se rapporte cette figure, de même que les deux suivantes, avait été portée du dehors dans un appartement, en janvier, et avait perdu toutes ses feuilles, tandis que ses lenticelles s'hypertrophiaient. La coupe 36 se rapporte au voisinage d'une jeune lenticelle et montre les modifications chimiques des parois ; *cut*, cuticule ; *lg*, portions lignifiées de la membrane ; *sb*, lame de subérine à l'intérieur des cellules épidermiques ; *cl*, *cl'*, premières cloisons péridermiques ; *sb'*, lame de subérine dans le liège péridermique ; *col*, paroi collenchymateuse. (Gr. 320.)

Fig. 37. — *Aralia Sieboldii.* — Autre sujet ayant subi les mêmes modifications sauf la lignification. Les sacs de subérine sont plissés parce que la coupe a été soumise à la macération de Schulze. (Gr. 430.)

Fig. 38. — *Aralia Sieboldii.* — Même sujet que la figure 37, montrant l'épiderme subérifié sans que le périderme soit apparu au-dessous (Gr. 430.)

Fig. 39 et 40. — *Sambucus nigra*; cellules hypertrophiées d'une lenticelle mise à l'air humide. (Gr. 320.)

Fig. 41 et 42. — *Sambucus nigra*; cellules hypertrophiées d'une blessure sur le même sujet. (Gr. 320.)

Fig. 43. — *Prunus spinosa.* — Cellules hypertrophiées d'une lenticelle placée à l'air humide; *at*, points par lesquels les cellules sont encore attachées les unes aux autres. (Gr. 320.)

Fig. 44. — *Sambucus nigra.* — Portion d'une jeune lenticelle prise sur le même entre-nœud que celle de la figure 23 (Pl. III), mais qui était plus grande et plus avancée dans son développement. Toutes les cellules du phelloderme sont hypertrophiées, les cloisonnements se localisent dans l'assise la plus profonde; l'écorce ayant été déjà très diminuée n'y prend plus qu'une part très faible, non visible dans cette partie de la coupe. Les parois non tangentielles des cellules hypertrophiées sont très amincies. (Gr. 225.)

Fig. 45. — *Coriaria myrtifolia.* — Files de cellules prises dans une lenticelle adulte, voisine du sol (septembre). *sub*, cellules arrondies subérifiées, avec méats entre elles; *cl*, *cl'*, *cl''*, cloisonnements à plusieurs niveaux; ceux d'une échelle moyenne s'effectuent en direction centripète. (Gr. 225.)

Fig. 46. — *Coriaria myrtifolia.* — File de cellules prises dans une lenticelle adulte qui vient de subir la rupture totale (mars). Sous une couche de phelloderme subérifié, *a*, des cloisonnements abondants s'effectuent à plusieurs niveaux *cl*, *cl'*, *cl''*. Dans la paire de cellules *b*, *b*, située au contact de la couche de fermeture provisoire, la subérification a suivi de près le cloisonnement pour la cellule la plus externe. (Gr. 225.)

Fig. 47. — *Ficus carica.* — Lenticelle d'une branche d'un an, 16 avril. Les fermetures normales *f*, *f'*, *f''*, sont rompues suivant une fente assez large. *pd*, phelloderme non modifié; *pdh*, phelloderme hypertrophié sous la fente; *pd. sub*, phelloderme non hypertrophié mais subérifié en face de la fente; *pd. cl*, cloisonnements tangentiels nombreux dans la dernière assise du phelloderme; *ec. cl*, écorce avec cloisonnements variés; *li*, une cellule de vrai liège, récemment produite et déjà subérifiée; *sub*, cellules phellodermiques latérales peu hypertrophiées, et faiblement subérifiées; *ep*, épiderme; *per*, périderme. (Gr. 70.)

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION. — Critique historique, 2. — Plan d'étude, 7.

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE

CHAPITRE PREMIER

Répartition et grandeur des lenticelles.

I. — DISTRIBUTION DES LENTICELLES DANS LE RÈGNE VÉGÉTAL........... 8

Cryptogames vasculaires, 9. — Monocotylédones, 9. — Gymnospermes et Dicotylédones, 10. — Lenticelles des plantes herbacées, 11.

II. — DISTRIBUTION DES LENTICELLES SUR LA TIGE........................ 13

Répartition selon l'espèce (tableau I), 13. — Répartition selon la longueur des pousses annuelles, 15. — *a*. Sur des branches différentes, de même âge, mais de longueurs inégales (tabl. II), 15. — *b*. Sur les pousses annuelles d'une même branche (tabl. III), 17. — Répartition sur les divers entre-nœuds d'une même branche (tabl. IV), 19. — *a*. Répartition comparée de la base au sommet d'une pousse, 21. — *b*. Influence propre de la situation, c'est-à-dire du numéro d'ordre de l'entre-nœud (tabl. V, VI et VII), 22. — Répartition des lenticelles le long d'un entre-nœud (tabl. VIII), 26. — Répartition des lenticelles dans la région nodale (tabl. IX, X, XI et XII), 28. — Localisation étroite en rapport avec les membres, 33. — Répartition des lenticelles sur les branches obliques (tabl. XIII), 35. — Répartition en séries régulières, 39. — Influence de l'âge sur la répartition des lenticelles, 39. — Lenticelles des arbres à rhytidome, 40. — Résumé, 41

III. — DISTRIBUTION DES LENTICELLES SUR LA RACINE.................... 42

Historique, 42. — Répartition selon l'espèce (tabl. XIV), 43. — Répartition selon les faces de la racine (tabl. XV), 44. — Lenticelles situées au point d'insertion des radicelles, — *a*, Examen à l'œil nu, 46. — *b*, Examen au microscope (tabl. XV à XXI), 48. — Apparition tardive de lenticelles secondaires, 51. — Résumé, 52.

IV. — LENTICELLES DES AUTRES ORGANES............................ 52

Pétioles, 52. — Pédicelles floraux et fructifères, 53. — Fruits, 53.

V. — Dimensions et formes des lenticelles........................ 53
Influence de l'espèce et de la nature de l'organe, 53. — Influence du nombre des lenticelles, 54. — Influence de l'accroissement du membre, 55. — Influence de la situation, 56. — Influence du milieu, 56.
VI. — Surface occupée par les lenticelles (tabl. XXII).............. 57

CHAPITRE II

Structure.

I. — Structure générale des lenticelles.......................... 59
Premier type de structure, 59. — Deuxième type de structure, 61. — Tableaux des lenticelles de chaque type (XXIII et XXIV), 65 et 66.
II. — Rapport des tissus de la lenticelle avec les tissus voisins..... 66
III. — Histologie des couches de la lenticelle comparée à celle du péridерme.. 67
Phelloderme, 67. — Couche génératrice ou couche de rajeunissement, 68. — Cellules comblantes, 69. — Vrai liège lenticellaire, 71.
IV. — Variations de structure des lenticelles...................... 73

CHAPITRE III

Origine des lenticelles.

I. — Époque et région où naissent les lenticelles....... 75
Lenticelles primaires, 76. — Origine superficielle ou profonde, 77. — Tableau des lenticelles primaires (XXV), 78. — Lenticelles secondaires, 78.
II. — Mode d'apparition des lenticelles............................ 80
A. *Lenticelles primaires*. Naissance sous un stomate, 80. — *a*. Lenticelles superficielles naissant aux dépens de l'écorce, 81. — *b*. Lenticelles profondes naissant sous un stomate, 82. — Naissance à la base d'une radicelle, 83. — *a*. Ébauche corticale, 83. — *b*. Formation définitive dans le péricycle, 84. — Naissance à la base des bourgeons, 87.
B. *Lenticelles secondaires*. Naissance de lenticelles dans l'écorce de la tige mais indépendamment des stomates, 87. — Lenticelles secondaires d'origine péridermique, 89. — Lenticelles et rhytidome, 91.
III. — Relations d'origine entre les lenticelles et le péridерme...... 91
Relations avec les lenticelles primaires, 91. — Relations avec les lenticelles secondaires, 92.

CHAPITRE IV

Évolution de la lenticelle.

I. — Premier stade de l'évolution chez le sureau.................. 93
Premier cycle de développement : *a*. Prolifération cellulaire, 94. — *b*. Altération externe et régularisation des cloisonnements au-dessous de la région altérée, 96. — *c*. Rupture de

l'épiderme, 96. — *d*. Fermeture par subérification, 97. — *e*. Hypertrophie et formation des cellules comblantes, 98. — Deuxième cycle évolutif, 100. — Cycles ultérieurs, 102.
II. — Premiers stades de l'évolution chez les autres lenticelles... 103
Traits généraux de développement, 103. — Variations de la rupture : *a*, totale ; *b*, partielle mais brusque ; *c*, partielle mais progressive, 104. — Variations de l'hypertrophie, 105. — Déplacements variés de la région des cloisonnements, 105. — Lieu variable de la subérification, 106. — Origine variable des cellules comblantes non subérifiées, 107. — Résumé (prolifération, cicatrisation), 109.
III. — Évolution d'une lenticelle adulte du premier type de structure.. 111
Processus évolutif habituel, 111. — Variations en rapport avec la saison, 114. — *a*. Rupture totale, 114. — *b*. Inclusions de parenchyme sous-lenticellaire, 115. — Autres variations du développement dans le premier type : *a*. Modifications chimiques des parois des cellules comblantes, 116. — *b*. Absence d'hypertrophie, 117. — *c*. Production de cellules comblantes non subérifiées, 117.
IV. — Évolution d'une lenticelle adulte du deuxième type........... 119
Cas où il se produit des ruptures brusques, 119. — Evolution sans rupture complète des fermetures, 120. — Production de cellules comblantes non subérifiées par cloisonnement centripète, 122. — Fermeture complète, 123.
V. — Lenticelles aquatiques...................................... 124
Résumé général de l'évolution, 125. — Conclusion, 127.

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

CHAPITRE V

Porosité lenticellaire.

I. — Grandeur de la porosité lenticellaire......................... 130
Historique, 130. — Fermeture complète des lenticelles, 130. — Divers degrés de fermeture, 131.
II. — Transpiration par les lenticelles.......................... 132

CHAPITRE VI

Influence des actions extérieures sur la lenticelle.

I. — Influence de l'eau.. 134
Historique, 134. — Degré de généralité du phénomène (tabl. XXVI à XXIX), 135. — Étude anatomique de l'hypertrophie, 137. — Comparaison avec les lenticelles normalement aquatiques, 141. — Hypertrophie dans l'air humide, 141. — Conclusions, 143.
II. — Influences alternatives de l'humidité et de la sécheresse...... 144
Expériences sur *Coriaria myrtifolia*, 144. — *a*. Rameaux placés dans très peu d'eau, 144. — *b*. Elévation du niveau de l'eau,

146. — c. Abaissement du niveau de l'eau, 148. — Influence des fermetures, 150. — Autres expériences et résultats généraux, 151. — Conclusion générale, 154.

CHAPITRE VII

Influences internes.

I. — Rôle de l'eau intérieure et de la transpiration générale...... 155

Hydrose, hypohydrose et hyperhydrose, 156. — Balancement entre les stomates et les lenticelles (tabl. XXX), 158. — Influence du nombre des lenticelles, 161. — Influence du milieu, 163. — Influence de la chlorophylle, 163. — Influence de la transpiration foliaire, 163. — Influence de la saison, 165. — Remarque critique sur les recherches de Stahl, 166. — Résumé, 167.

II. — Rôle des substances osmotiques.............................. 168

Existence des ébauches lenticellaires, 170. — *a.* Ébauches subéreuses, 171. — *b.* Ébauches herbacées, 171. — Causes de l'avortement dans les ébauches herbacées, 173. — Existence de conditions locales favorisant le développement lenticellaire, 175. — Résultats et conclusions, 177.

CHAPITRE VIII

Physiologie de l'accroissement de la lenticelle.

I. — Prolifération.. 178

Pourquoi la prolifération, d'abord générale, se localise-t-elle ? 178. — *a.* Richesse osmotique localement plus grande, 179. — *b.* Résistances mécaniques moindres, 180. — Déplacement de la région génératrice, 181. — Sens de la prolifération, 182.

II. — Évolution continuelle.. 183

Ses causes générales, 183. — Causes particulières de l'évolution dans chaque type de structure, 183. — *a.* Fermetures minces et homogènes, 183. — *b.* Fermetures épaisses et poreuses, 184.

III. — Adaptation aux conditions externes et internes............. 185

Causes de l'adaptation, 185. — *a.* Adaptation au milieu, 186. — *b.* Influence de la saison, 186. — *c.* Adaptation aux conditions internes, 187.

IV. — Physiologie de la cellule lenticellaire...................... 188

Forme et accroissement, 188. — Extensibilité de la paroi, 189. — Différenciations chimiques : *a*, cutinisation ; *b*, subérification ; *c*, lignification, 190. — Résumé, 194.

CHAPITRE IX

Nature des lenticelles.

I. — Comparaison avec le périderme................................ 195

II. — Comparaison avec les cicatrices.............................. 197

III. — Comparaison avec le callus cicatriciel...................... 198

Ressemblances, 199. — Différences, 199.

IV. — Comparaison avec les parenchymes séparateurs 200
V. — Comparaison avec l'aérenchyme 201
Conclusions 203

CHAPITRE X

Fonctions des lenticelles.

I. — Les lenticelles sont-elles indispensables aux échanges gazeux des parties des plantes qui n'ont plus leurs stomates 204
Variation de la porosité lenticellaire, 204. — Il peut exister une porosité non lenticellaire, 204. — L'ouverture et l'accroissement des lenticelles ne sont pas provoquées par les besoins d'aération, 206.
II. — Rôle des lenticelles 208
Rôle des lenticelles comme organes de transpiration, 209. — Rôle des lenticelles comme organes d'aération, 210.

CHAPITRE XI

Résumé général 211
Index bibliographique 226
Explication des planches 230

FIGURES DANS LE TEXTE

Fig. 1. Lenticelles hypertrophiées de *Sambucus nigra* 35
Fig. 2. Lenticelles d'un gros tronc d'*Ulmus campestris* 39
Fig. 3. Lenticelles baso-radicellaires de *Medicago sativa* 47
Fig. 4. Lenticelles hypertrophiées de *Solanum tuberosum* 136
Fig. 5. Lenticelles hypertrophiées de *Robinia pseudacacia* 142
Fig. 6. Lenticelles hypertrophiées de *Tilia silvestris* 142
Fig. 7. Stomates de tige et de feuille de *Fraxinus excelsior* 162

MASSON et Cie, Éditeurs, 120, Boulevard Saint-Germain, Paris.

La Géographie

BULLETIN

DE LA

Société de Géographie

PUBLIÉ TOUS LES MOIS PAR

le Baron HULOT — Secrétaire général de la Société

et M. Charles RABOT — Secrétaire de la Rédaction

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 AVRIL

[illegible] Bonnier. — Remarques sur les variations des limites de la région méditerranéenne.
[illegible]. — Géographie générale des provinces chinoises voisines du Tonkin (*avec 8 figures dans le texte et une carte hors texte*).
[illegible]. — La découverte des îles Seychelles d'après des documents inédits (*avec 2 cartes dans le texte*).
[illegible] Caspari. — Revue d'Océanographie.
[illegible] géographique. — Le nouveau port russe sur la côte de l'océan Glacial. Recherches océanographiques sur la côte mourmane. Situation statistique et économique du gouvernement d'Arkhanghelsk [illegible]. La limite nord du *[illegible]* en Russie. Voyage de M. Manuel M. de la Escalera aux sources [illegible]. Exploration du Dr Sven Hedin en Asie centrale. L'obstruction du Nil Blanc par le *sudd* [illegible] conséquences physiques. Explorations anglaises et déterminations astronomiques dans les pays [illegible] par le Nil Blanc et ses affluents. Résultats géographiques de la mission Hostains-d'Ollone. Les [illegible] géographiques de la mission Houdaille sur la Côte d'Ivoire. Exploration de la White-River. [illegible] de M. Carl Sapper dans l'Amérique centrale. Nouvelles expéditions arctiques. Une exploration [illegible] écossaise.
[illegible].
[illegible] Comptes rendus des Séances de la Société de Géographie.

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 MAI

[illegible] Grandidier. — Alphonse Milne-Edwards (1835-1900) (*avec 1 portrait*).
[illegible] Flamand. — Mission au Touat (Tidikelt). Résultats scientifiques généraux (*5 fig. dans le texte*).
[illegible] Martel. — Padirac (Lot). Étude d'hydrologie souterraine (*4 fig. dans le texte et 1 carte en couleurs*).
[illegible]. — Le nouveau port de San-tou-ao (*1 carte dans le texte*).
[illegible]. — Notes sur les Tehuelches et sur les indigènes de la République Argentine.
[illegible] Caspari. — Expédition de la Siboga (*Suite*).
[illegible] géographique. — Kiao-Tcheou. Rôle géographique de la montagne de Santa-Cruz (Algérie). [illegible]-Dahomey, d'après le lieutenant Tilho. Le problème du Wam. Voyage de M. Robert Codrington [illegible] Rhodesia nord-orientale. Déclin de l'activité geysérienne au Parc National de la Yellowstone. [illegible] affaissement du bassin du lac de Nicaragua et le percement du canal interocéanique. [illegible] du bassin supérieur du Xingou. Nouvelles études sur la Patagonie. Géologie de l'île Oahu [illegible] l'archipel Hawaï. Expédition allemande à Beeren-Eiland. Le régime des glaces en 1899 dans [illegible] Arctique. Expédition [illegible] à la côte orientale du Grönland. Expédition Borchgrevink. [illegible] antarctique allemande. De la discordance des embouchures dans un système hydrographique [illegible] des Alpes comme étalon de la puissance d'érosion des glaciers. Influence exercée dans les [illegible] thermales de Teplitz par le tremblement de terre de Lisbonne. Sur l'origine des surfaces [illegible].
[illegible].
[illegible] Comptes rendus des Séances de la Société de Géographie.

PRIX DE L'ABONNEMENT ANNUEL :

[illegible] francs. — Départements : 26 francs. — Étranger : 28 francs. — Prix du numéro : 2 fr. 50.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Recherches sur les Lenticelles, par M. H. Devaux . . . 1

TABLE DES PLANCHES

et des Figures dans le texte

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planches I à VI. — Structure des Lenticelles.
Figures dans le texte 1 à 7. — Lenticelles diverses.

[illegible] — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XII. — Nos 5 et 6.

(Ce cahier termine l'abonnement aux Tomes XI et XII)

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1900

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en Octobre 1900.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à X sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume . . . . 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

DU ROLE DES LATICIFÈRES

Par M. L. GAUCHER

Cette question si importante du rôle des laticifères, dans la nutrition et l'assimilation, est bien aussi l'une des plus discutées de la Biologie végétale; et, quoique les expériences aient été depuis longtemps multipliées, pour arriver à la résoudre, l'accord semble encore loin d'être fait.

Aussi, cette Note n'a-t-elle pas la prétention d'apporter la solution du problème ; mais comme, en pareille matière, toutes les informations peuvent être utiles, elle jettera sans doute quelque lumière sur le sujet.

On sait que, pour certains auteurs, les laticifères constituent un appareil d'excrétion, contenant les produits rejetés par l'organisme ; pour d'autres, ils prennent, au contraire, une part active à l'assimilation et renferment en abondance des substances nutritives.

Ces deux opinions se précisèrent surtout dans la science à partir de 1857, et c'est à dater de ce moment, qu'il convient de rappeler les mémoires qui s'y rattachent.

TRÉCUL (1) annonçait, à cette époque, dans une communication à l'Académie des sciences, qu'il peut exister naturellement du latex dans les vaisseaux et les fibres des plantes lactescentes, et que, chez plusieurs de ces plantes, il existe des points de contact entre les laticifères et les vaisseaux du bois.

(1) TRÉCUL, *C. R.*, 1857.

L'attention des botanistes fut ainsi ramenée sur les laticifères, et l'Institut de France et la Société royale des sciences de Harlem mirent la question au concours.

Des deux anatomistes qui répondirent à l'appel de l'Académie, l'un, Dippel, affirma qu'il n'existe aucun rapport entre les laticifères et les vaisseaux ligneux, l'autre, Hanstein, annonça que dans quelques végétaux rares, il y a exceptionnellement des points de contact entre ces deux sortes d'organes. Cependant, le nombre des observations de Trécul s'étant considérablement accru, il affirmait de nouveau, en 1865 (1), l'existence de ces relations étroites. Ces données anatomiques, et certaines expériences d'ordre purement physiologique, faites à peu près simultanément, l'amenaient à cette conclusion que « les laticifères jouent un rôle plus important que celui qui, selon quelques anatomistes, consisterait à recueillir des matériaux inutiles à la végétation ».

Les recherches physiologiques entreprises, longtemps après, par M. Faivre (2) sur le *Tragopogon porrifolius* montrèrent à cet auteur que les diverses causes amenant la production des réserves provoquent aussi le développement du latex, et que le latex tend à disparaître dans les conditions favorables à la disparition des réserves.

Toujours l'étiolement chlorophyllien se manifeste, et par la diminution du latex et par la diminution de la réserve plasmique. Aussi M. Faivre considère-t-il, lui aussi, le latex comme une substance éminemment utile au végétal, principalement formée de matières de réserve, et dont la production est en relation directe avec la fonction chlorophyllienne. Selon lui, le latex prend naissance dans les feuilles, véritable centre de production, d'où le liquide nutritif est ensuite dirigé sur les divers points de l'organisme, par la voie des laticifères.

L'abondance des matières de réserve du latex varie, sui-

(1) Trécul, *C. R.*, 1865.
(2) Faivre, *Mém. de l'Acad. des sciences, lettres et arts de Lyon*, 1879.

vant M. Schullerus (1), avec l'activité fonctionnelle de la plante. En suivant le développement de l'*Euphorbia Lathyris*, il a constaté que lorsque, à l'approche de l'hiver, la plante passe à l'état de repos, les substances de réserve, et notamment l'amidon, disparaissent du latex, qui devient très fluide et presque transparent. Il en va de même de l'embryon. Quand son développement se ralentit, au moment de la maturation de la graine, le latex s'appauvrit en substances plastiques; mais, dès que la germination commence, ces mêmes substances réapparaissent très abondantes. Pour l'auteur, les laticifères serviraient donc au transport des matières de réserve dans les diverses parties de la plante, et leur proportion serait d'autant plus grande que la circulation est plus active. Quant à l'origine du latex, il admet, comme M. Faivre, que c'est dans les feuilles qu'elle réside.

M. Treub (2) arrive à des conclusions à peu près semblables, par l'étude expérimentale de l'*Euphorbia trigona*. Il a cherché ce que devenait l'amidon des laticifères, quand on étiole la plantule, et qu'on la place ainsi dans des conditions où les réserves sont généralement détruites.

Or, si, pour un organe quelconque, l'étiolement est complet et est prolongé pendant un temps suffisamment long, l'amidon disparaît non seulement des parenchymes, mais encore des laticifères. C'est ainsi que, dans les racines, les laticifères se montrent dépourvus d'amidon. Pour provoquer son apparition, il suffit de les déterrer et de les exposer à la lumière. Dans un cotylédon ou un axe hypocotylé soumis entièrement à l'obscurité, on ne retrouve des grains d'amidon que dans les gros troncs laticifères avoisinant la partie verte adjacente. Si, au contraire, l'étiolement est partiel et ne porte que sur une certaine hauteur de l'organe examiné,

(1) Schullerus, *Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von Euphorbia Lathyris* (Abhandl. d. bot. Ver d. Prov. Brandenburg, t. XXIV, 1882). Je n'ai pas pu me procurer ce mémoire, et ne le connais que par les extraits ou analyses que j'ai pu en lire.

(2) Treub, *Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes* (Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg., vol. III, 1re partie, p. 37).

l'amidon fait bien défaut dans les parenchymes, mais se retrouve dans les laticifères, « ce qui s'explique le mieux, dit M. TREUB, si l'on admet que les laticifères des Euphorbes aident à la translocation des matières amylacées ».

Fait à noter, lorsque l'amidon demeure dans les laticifères, il persiste aussi dans les cellules parenchymateuses bordant ces vaisseaux, ce qui semblerait indiquer qu'il y a échange de substance amylacée entre ces deux tissus, la fécule des laticifères pouvant être alors considérée comme de l' « amidon dit transitoire ».

Il découle donc des expériences de l'éminent directeur du Jardin botanique de Buitenzorg, que la présence de l'amidon dans les laticifères est sous l'influence des rayons lumineux. Quand il disparaît de ces vaisseaux par suite d'un long séjour à l'obscurité, c'est au profit des autres tissus. Il serait, par conséquent, la forme sous laquelle la matière amylacée, en état de circulation constante, se transporterait aux diverses régions des parenchymes.

En employant la méthode anatomique seule, sans avoir recours aux expériences physiologiques, M. HABERLANDT (1) arrive à des résultats analogues. Il a étudié, non plus comme TRÉCUL, les relations entre les laticifères et les vaisseaux, mais les relations entre ces organes et le parenchyme des feuilles où, comme on le sait, les rameaux à latex sont distribués à profusion.

Les laticifères servent, suivant lui, à recueillir dans les feuilles les produits de l'assimilation et contractent, pour cette raison, les adhérences les plus étroites avec les cellules chlorophylliennes. Il leur accorde aussi un rôle important dans le transport de ces substances nutritives. Le premier, il a en effet constaté que, dans les feuilles, où le système laticifère est très développé, le parenchyme des nervures, dont le rôle est précisément de débarrasser le tissu chloro-

(1) HABERLANDT, *Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren* (Sitzungsberichte der Kaiserlicher Ak. d. wiss., XXXVII, Band I, Abt. I *bis*, Heft V).

phyllien des produits formés, se trouve notablement réduit, tandis que ce parenchyme garde son importance normale, quand les laticifères sont moins abondants. Il y aurait ainsi balancement organique entre le parenchyme des nervures et les laticifères, l'écoulement des produits de la feuille pouvant se faire par l'une ou l'autre voie.

Plus récemment, Mlle Leblois (1) a étudié expérimentalement la Scorsonère. Mais, ses conclusions sont tout opposées à celles que nous avons enregistrées jusqu'à maintenant. Des graines de cette plante, étant mises à germer sur du sable et de l'eau, donnent des plantules, chez lesquelles le latex augmente, tandis que les matériaux de réserve diminuent. Si les mêmes plantules sont placées dans une chambre noire, elles s'étiolent, mais le latex ne disparaît pas pour cela; les laticifères en sont au contraire remplis, et cependant, fait remarquer l'auteur, ces plantes poussent sur du sable, sont arrosées avec de l'eau distillée et, mises à l'obscurité, ne peuvent décomposer l'acide carbonique de l'air; elles se trouvent donc dans les conditions où habituellement les plantes continuent à vivre, en consommant peu à peu leurs réserves. Et l'auteur conclut de ses expériences, que le latex est bien plutôt un produit de sécrétion, qu'une substance utilisable pour la plante.

Au cours des recherches que je poursuis, depuis quelque temps, sur la famille des Euphorbiacées, j'ai fait à mon tour un certain nombre d'observations, qu'il m'a paru utile de joindre et de comparer à celles que je viens de rappeler brièvement. Ces observations sont purement anatomiques; mais elles ont l'avantage d'avoir porté sur un très grand nombre d'espèces, étudiées à diverses époques de leur développement, ce qui permet la généralisation des résultats obtenus.

Ces résultats, je dois le dire, corroborent ceux des premiers auteurs déjà cités, mais sont en désaccord avec les

(1) A. Leblois, *Recherches sur l'origine et le développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices* (Ann. des Sc. nat., 7e série, t. VI, p. 312).

conclusions de Mlle Leblois. Quant aux plantes examinées, elles appartiennent notamment aux genres *Euphorbia*, *Anthostema*, *Calycopeplus*, *Synadenium*, *Pedilanthus*, *Hura*, *Hippomane*, *Stillingia*, *Acalypha*, etc.

Dans l'étude qui va suivre, je grouperai mes observations d'après les résultats auxquels je suis arrivé.

I. — Le latex, matière de réserve.

C'est un fait connu depuis longtemps que le latex renferme des pepsines, des peptones, de l'amidon, du sucre, des corps gras, du tannin, etc., toutes substances que l'on est convenu de considérer comme des matières de réserve.

Les résines, qui entrent pour une forte proportion dans la composition du latex, doivent aussi, ce me semble, être considérées comme telles.

Ce qui tendrait tout d'abord à le prouver, c'est la présence de ces substances dans les vaisseaux du bois, et personne, que je sache, n'a, dans aucun cas, considéré les vaisseaux comme des organes excréteurs.

En annonçant l'existence de rapports étroits entre les laticifères et le système fibro-vasculaire, Trécul (1) dit avoir trouvé du latex dans les éléments du bois. Il pense que ce liquide peut facilement passer des laticifères dans les vaisseaux ou les fibres contiguës, mais ne donne aucune indication sur la nature des substances subissant cette translation. A mon tour, j'ai maintes fois constaté, dans le tissu ligneux, la présence d'une matière analogue au latex, et les réactions que j'ai essayées m'ont montré qu'elle était surtout constituée par de la résine. Il est donc évident qu'une substance, si fréquente dans les vaisseaux du bois, ne peut guère être considérée que comme un produit utile à la nutrition.

En second lieu, j'ai pu me convaincre que dans les parenchymes assimilateurs, ou de réserve, comme dans les tissus

(1) Trécul, *loc. cit.*, 1865.

en voie de développement, les substances résinoïdes ou tannoïdes sont généralement abondantes, ce qui montre bien leur haute valeur nutritive.

Dans le tissu chlorophyllien des feuilles de beaucoup d'Euphorbes, j'ai reconnu la présence d'un tannin que le *chlorure ferrique* colore en *brun violet*, et le *bichromate de potasse* en *rouge*. J'y ai également décelé une matière résineuse colorée en *rose* par l'*orcanette*, en *vert clair* par l'*acétate de cuivre* (réactif de FRANCHIMONT et d'UNVERDORBEN). Les *Euphorbia prostrata*, *Preslii*, *ægyptiaca*, *Lathyris*, *Myrsinites*, *dendroides*, *palustris* donnent ces réactions avec beaucoup de netteté.

La feuille des Euphorbes du sous-genre *Anisophyllum* Gaucher est caractérisée, ainsi que je l'ai déjà montré (1),

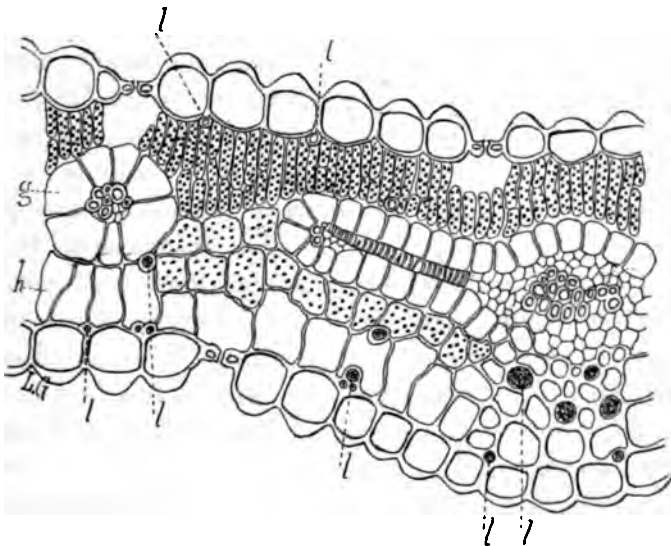


Fig. 1. — *E. Peplis* L. — *l*, laticifères ; *g*, gaine des faisceaux ; *h*, hypoderme. G. = 400.

par la présence d'une gaine parenchymateuse de réserve, tout autour des nervures (fig. 1). Or, pour une même espèce,

(1) LOUIS GAUCHER, *Étude anatomique du genre Euphorbia* L. (P. Klincksieck, Paris, 1898).

on trouve, dans les cellules de cette gaine, les substances les plus différentes, suivant le moment où la récolte a été faite.

L'amidon y siège parfois seul; mais souvent, il est accompagné de résine et de tannin. Ces divers produits sont condensés vers le côté interne de l'assise cellulaire (fig. 2).

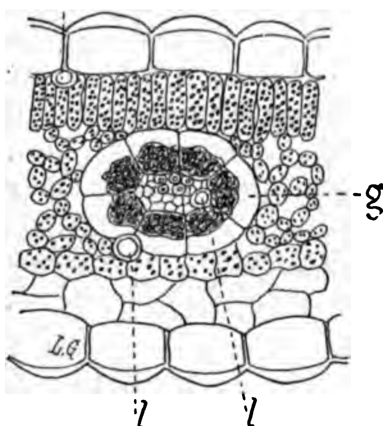


Fig. 2. — *E. Chamæsyce* L. — *l*, laticifères; *g*, gaine de parenchyme entourant une nervure. G. = 260.

On y observe aussi, parfois, une matière probablement amylacée, se colorant en *rose lilas* par l'*iode*. Je l'ai distinguée surtout dans l'*E. Chamæsyce*.

Cette substance représente, selon toute probabilité, un état transitoire de l'amidon, hypothèse d'autant plus vraisemblable, qu'à d'autres moments on trouve l'amidon, sous forme de grains, dans les mêmes cellules.

Le latex des Euphorbes contient aussi du malophosphate et du malate neutre de calcium. M. Belzung (1) a pu faire cristalliser ces deux sels dans les laticifères de quelques Euphorbes cactiformes, où ils se trouvent normalement dissous, et a reconnu leur véritable nature. Je les ai moi-même rencontrés (2) dans diverses espèces, cactiformes ou non (*Euphorbia canariensis*, *xylophylloides*, *stapelioides*, *atropurpurea*, *Lathyris*, etc.).

Des produits de cette nature, dans la constitution desquels l'acide phosphorique entre pour une si large part, ne sont évidemment pas des substances excrémentitielles.

M. Belzung a même, le premier, émis cette opinion que le malophosphate de calcium est la forme assimilable de

(1) E. Belzung, *Nature des sphérocristaux des Euphorbes cactiformes* (J. de Bot., VII, 1893, p. 221-229 et 261-267).

(2) Louis Gaucher, *loc. cit.*, p. 61.

l'acide phosphorique chez les végétaux, l'acide malique tenant en solution, dans la cellule, le phosphate de calcium par lui-même insoluble.

Cette hypothèse, fort vraisemblable en elle-même, a pris plus de consistance depuis que s'est accru le nombre des plantes où ces combinaisons ont été rencontrées, et ce nombre est destiné à augmenter encore.

Comme, d'autre part, la présence de ces sels a pu être reconnue dans des plantes appartenant aux familles les plus diverses, ce simple fait anatomique a une portée physiologique qui n'échappe certainement à personne.

Les produits renfermés dans le latex, et pouvant être, à plus d'un titre, considérés comme des matières de réserve, sont donc nombreux, et les idées de Trécul, de Treub, de Schullerus, de Faivre, à ce sujet, semblent justifiées.

Cependant, Mlle Leblois pense autrement, ainsi que nous le disions plus haut. Il découle pour elle, de ses expériences, que « l'étiolement ne produit pas la diminution du latex. Dans les cas où la plante consomme ses réserves, elle forme des quantités de latex sans cesse croissantes. Il est bien difficile, par conséquent, de considérer ce liquide organique comme une substance de réserve ».

Mais l'auteur paraît ne s'être préoccupé dans ses recherches que de l'abondance plus ou moins grande du latex, sans s'attacher à déterminer les substances qu'il tient en suspension. Mlle Leblois n'a eu souci que du véhicule et ne s'est point intéressée aux produits transportés.

Dans l'étiolement de la Scorsonère, elle montre les réserves disparaissant des parenchymes, tandis que les laticifères s'enrichissent de sucs laiteux, et en conclut que ce latex ne saurait être considéré autrement que comme un produit d'excrétion.

Mais il eût été nécessaire, pour avancer ceci, de montrer, d'abord, que les substances renfermées dans les laticifères n'ont rien de commun avec les réserves des parenchymes. Or, pour Treub et Schullerus, non seulement les substances

du latex sont de la nature des réserves (matières protéiques, corps gras, amidon, tannin, etc.), mais encore, leur proportion varie notablement avec les conditions de vie. J'ai fait remarquer aussi, que l'on trouvait dans les parenchymes de réserve, ou dans les tissus en voie de division active, chez lesquels la nutrition est intense, des produits tannoïdes ou résinoïdes, fort utiles, par conséquent, à la plante, et identiques à ceux du latex.

Il y a donc beaucoup de raisons, il me semble, pour penser que si, dans les expériences de Mlle Leblois, le latex augmente tandis que les réserves des parenchymes diminuent, c'est qu'il s'enrichit précisément de ces mêmes réserves, pour les transporter ailleurs.

D'après elle, pourtant, le latex n'aurait aucune valeur nutritive : « Il existe une foule de substances, fait-elle remarquer, qui sont, soit utilisées par la plante, soit éliminées suivant les conditions de végétation, ou suivant les organes où elles se forment. »

« L'amidon, qui est si fréquemment une substance de réserve, est éliminé quand un anthérozoïde l'entraîne et l'abandonne, quand il se trouve dans les cellules stomatiques d'une feuille qui se détache et tombe à l'automne.

« Dans la graine du Colza, l'huile est une substance de réserve; dans le fruit de l'Olivier, c'est une substance de sécrétion...

« La composition chimique d'une substance n'est, en aucune façon, l'indice certain de son rôle physiologique. Pour savoir si un corps organique donné est une réserve ou une sécrétion, il est indispensable de voir quel sera son rôle ultérieur. Est-il transformé par la plante, rendu assimilable, sert-il à son développement? C'était une réserve. Reste-t-il, au contraire, dans le végétal, sans aucune utilisation, ou bien est-il rejeté en dehors? C'était un produit de sécrétion. »

Mais alors, le fait de la diminution du latex dans les recherches de Faivre, de la disparition de l'amidon des

laticifères dans celles de Treub, les plantes ayant été soumises à l'étiolement, dans les deux cas ; le fait de la disparition de la graisse, du tannin, de l'amidon, des matières albuminoïdes et autres substances plastiques du latex, par l'action de la vie ralentie, dans les expériences de Schullerus, montreraient bien que les laticifères forment dans la plante un système de réserve et que si certains produits en disparaissent, c'est qu'ils sont forcément utilisés ailleurs.

II. — Absorption des matières de réserve par les laticifères.

Si la riche distribution de l'appareil laticifère dans la feuille semble être un indice manifeste du rôle qu'il y joue, les connexions étroites établies entre ses rameaux et les cellules assimilatrices ne sont pas moins significatives.

Les laticifères émanés du pétiole suivent la face inférieure des nervures principales, puis se répandent en branches nombreuses dans tout le parenchyme foliaire et sous les deux épidermes, où ils forment un lacis inextricable (fig. 3). Leurs derniers ramuscules vont presque toujours se terminer en tubes aveugles contre les cellules à chlorophylle.

Haberlandt (1) a signalé les rapports intimes établis entre ces rameaux et les éléments du parenchyme assimilateur, et les décrit notamment dans les *Euphorbia biglandulosa*, *Myrsinites*, *palustris* et *Lathyris*, dans le *Ficus elastica* et le *Chelidonium majus*.

Tous les caractères, si bien mis en lumière par cet auteur, se retrouvent, ainsi que j'ai pu m'en rendre compte, non seulement dans un très grand nombre de feuilles appartenant aux genres *Euphorbia*, *Anthostema*, *Pedilanthus*, *Hura*, *Hippomane*, etc., mais encore dans les tiges de plantes aphylles (*Calycopeplus paucifolius* H. Bn., *Pedilan-*

(1) Haberlandt, *loc. cit.*

thus aphyllus Boiss.) où le parenchyme cortical, disposé en palissade, remplace physiologiquement la feuille.

C'est surtout à travers le tissu palissadique que les laticifères sont richement distribués.

Sous les épidermes, ils se montrent toujours entre les cellules épidermiques, logés pour ainsi



Fig. 3. — *E. dendroides* L. — Course des laticifères sous l'épiderme de la feuille. G. = 350.

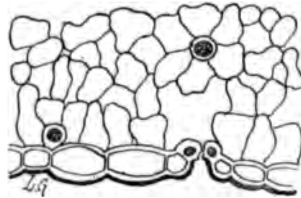


Fig. 4. — *Euphorbia pinea* L. — Région inférieure de la feuille, montrant deux laticifères. G. = 525.

dire dans l'angle formé par les parois internes de deux cellules adjacentes (fig. 1 et 4). Souvent isolés, ils peuvent aussi se grouper par deux ou trois. Contre eux sont fixées les cellules à chlorophylle, qui se recourbent fréquemment vers le tube à latex pour augmenter leur surface de contact avec lui, et, s'il se trouve alors une lacune au-dessous des cellules en palissade, celles-ci paraissent suspendues comme une touffe, au laticifère.

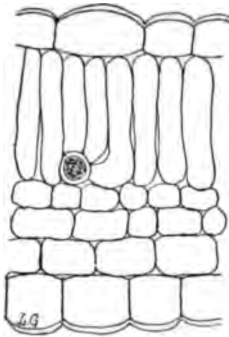


Fig. 5. — *Euphorbia palustris* L. — Feuille. G. = 525.

Au-dessous de l'assise en palissade, on aperçoit parfois leur section transversale, sur laquelle les longues cellules chlorophylliennes se recourbent, et s'appliquent intimement (fig. 5 et 7) ; ailleurs le laticifère court au bord de la rangée cellulaire, il côtoie plusieurs de ses éléments, envoie entre eux des processus qui s'insinuent jusqu'à une certaine hauteur, puis il se coude, franchit toute la hauteur de l'assise en palissade et vient se terminer

en un tube fermé à fleur de l'épiderme. Bien souvent aussi, le petit rameau se courbe une fois encore au niveau de l'épiderme, pour le longer sur un certain parcours.

Dans le parenchyme lacuneux, on ne voit jamais un laticifère nu sur un point quelconque de sa paroi ; il est au contraire toujours étroitement entouré par un anneau de cellules à chlorophylle (fig. 4 et 6).

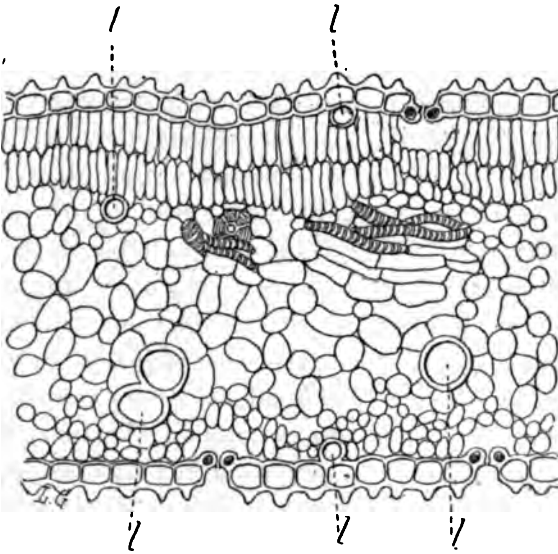


Fig. 6. — *Euphorbia Broteri* Dav. — *l*, laticifères. G. = 200.

Cette disposition des rameaux à latex dans tout le tissu assimilateur est donc des plus instructives. Ne semble-t-il pas, en effet, que tout se passe, là, de façon à ce que les laticifères puissent plus facilement recueillir les produits formés par les cellules chlorophylliennes ?

Mais, s'il en est ainsi, par quel mécanisme s'effectue cette mutation des substances plastiques ? Haberlandt(1) répond encore à cette question en insistant sur l'adaptation toute spéciale de la membrane des laticifères, dans ce but :

(1) Haberlandt, *loc. cit.*

« Cet échange diosmotique, fait-il remarquer, ne peut qu'être favorisé par la richesse en eau de la membrane des laticifères, et par la réduction des interstices laissés entre les éléments constitutifs de cette membrane (*Micellarinterstitien*). Une telle disposition rend superflue la présence de points non épaissis; aussi les ponctuations sont-elles peu fréquentes sur la paroi de ces vaisseaux. Chez l'*Euphorbia Lathyris*, j'ai vu quelquefois les parois des laticifères et des cellules en palissades adjacentes percées de vrais canalicules très étroits, tandis que chez l'*Euphorbia Myrsinites*, les extrémités des rameaux latéraux des laticifères, touchant aux divers groupes de cellules palissadiques, attestent seulement l'échange avec le système assimilateur, par l'extrême délicatesse de la paroi aux points de contact.

« J'ai rencontré, souvent aussi, dans la feuille de l'*Euphorbia Lathyris*, des ponctuations plus grosses que celles dont il vient d'être question, et situées dans les parties des laticifères où s'appuient les cellules en palissade. La membrane assez mince qui ferme ces ponctuations paraît munie de tout petits pores, semblables à ceux que Tange et Strassburger ont signalés sur la membrane fermant les ponctuations dans l'endosperme de l'*Areca oleracea*, du *Phœnix dactylifera* et de l'*Ornithogalum umbellatum*. »

III. — Les laticifères, appareil de circulation.

Si l'on admet que les laticifères se chargent des substances de réserve, on doit évidemment admettre aussi que c'est pour les répandre vers les diverses régions de la plante. D'ailleurs, l'extrême développement de ces organes sillonnant dans tous les sens le corps du végétal, la circulation constante du latex dans leurs rameaux prouvent déjà qu'il doit en être ainsi.

Plusieurs autres raisons attestent cette fonction d'une façon peut-être plus manifeste encore. On sait que le parenchyme entourant les nervures foliaires et disposé souvent

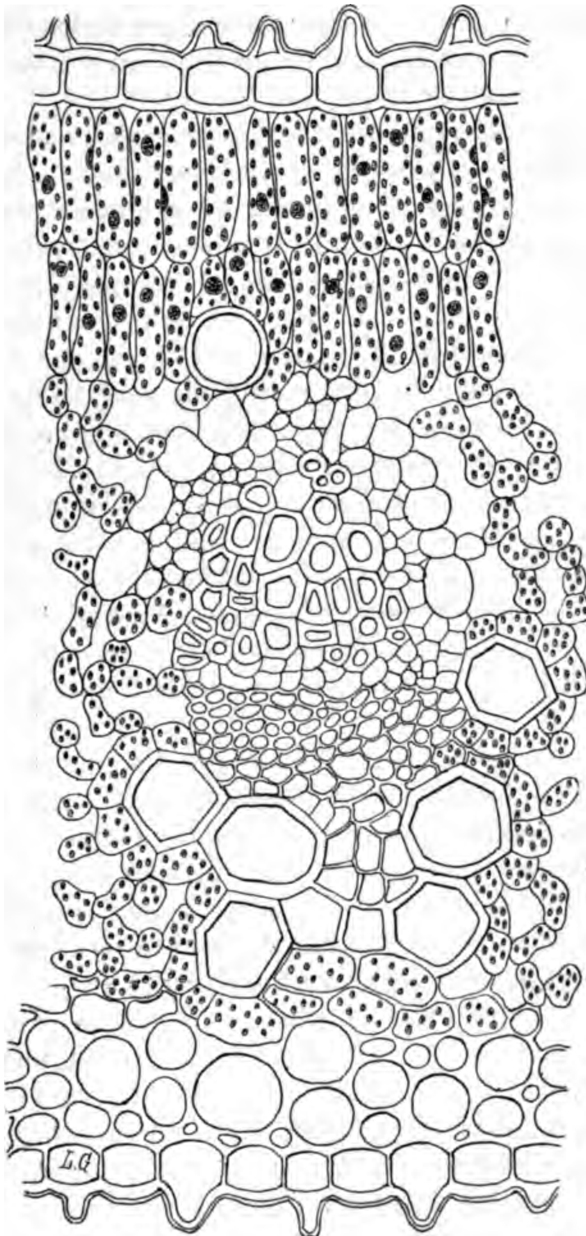


Fig. 7 — *E. Broteri* Dav. — Une nervure principale. G. = 500.

autour des faisceaux, sous forme de gaines épaisses, est destiné à recevoir, au fur et à mesure de leur formation, les produits des cellules chlorophylliennes et à les céder aux faisceaux conducteurs.

Si donc les laticifères servent à la circulation des réserves, ils suppléent au parenchyme des nervures, en facilitant la diffusion des produits élaborés, et l'on doit s'attendre, lorsqu'ils ont surtout un grand développement, à voir ce parenchyme considérablement amoindri. L'organe se réduit en même temps que la fonction. C'est ce qu'a constaté HABERLANDT (1) pour l'*E. Myrsinites* et l'*E. biglandulosa*; c'est aussi ce que j'ai pu vérifier moi-même pour d'autres espèces telles que les *E. Broteri* Dav., *segetalis*, *Characias*.

Dans l'*E. Broteri*, par exemple, qu'il s'agisse de la nervure principale ou des petites nervures, le massif libéro-ligneux est en contact immédiat sur les côtés avec le tissu lacuneux (fig. 7); c'est à peine s'il en est parfois séparé par un arc de grosses cellules incolores. Au-dessus, il est surmonté du parenchyme en palissade; au-dessous, il s'adosse également contre un tissu chlorophyllien entremêlé de gros laticifères.

Le massif libéro-ligneux se trouve donc mis à nu par la disparition du parenchyme environnant. Ce sont les laticifères qui tiennent la place de la gaine de réserve, et la rétrogradation est même poussée si loin, que s'il reste dans la partie inférieure du faisceau quelques cellules parenchymateuses, elles cessent de contenir des réserves, se chargent de chlorophylle et deviennent assimilatrices.

Il ne saurait en être de même, dans le sous-genre *Anisophyllum* Gauch., où le système laticifère est bien moins développé.

J'ai déjà fait remarquer que, chez ces Euphorbes, il existe autour des faisceaux, même dans les ramifications les plus grêles, une gaine de réserve, formée d'une seule assise de

(1) HABERLANDT, *loc. cit.*

grosses cellules cubiques. Il est facile de constater que les plus gros troncs laticifères sont précisément ceux qu'on trouve au contact de cette gaine, soit à l'intérieur, soit à l'extérieur (fig. 2). Ces gros tubes reçoivent évidemment le contenu des petits rameaux distribués parmi les cellules à chlorophylle; et, comme d'autre part on rencontre dans les gaines les mêmes substances que dans les laticifères (tannin, résine, amidon), n'est-on pas en droit de penser que ces produits sont cédés à la gaine par les laticifères?

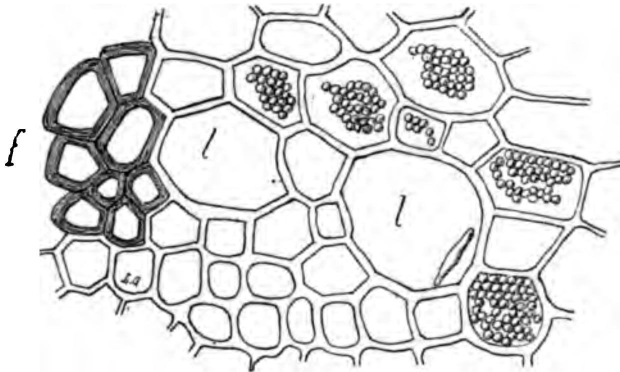


Fig. 8. — *E. Cyparissias* L. — Laticifères *l*, au milieu de cellules à amidon; *f*, fibres. G. = 525.

Il est encore un autre caractère anatomique qui doit être placé à côté de celui-ci. Je veux parler des rapports de position existant, dans la tige, entre les laticifères et le parenchyme amylacé.

J'ai observé, d'une façon à peu près constante chez les Euphorbes, que les gros vaisseaux à latex, qui siègent vers l'intérieur de l'écorce et longent les faisceaux conducteurs, ainsi que les traînées fibreuses péricycliques, sont entourés sur tout leur parcours par des cellules différant un peu, par leur forme, des autres cellules de l'écorce. Elles sont plus petites, et disposées sur une ou deux rangées bordant le laticifère. Généralement, ces cellules sont remplies de grains d'amidon arrondis, tandis qu'on peut voir dans la cavité du tube les bâtonnets d'amidon caractéristiques (fig. 8). Sur une

coupe longitudinale, cette disposition se retrouve fort bien; elle est même assez curieuse, car on y voit les grains d'amidon, disposés en amas pyramidaux sur le plancher de la cellule (fig. 9). Au lieu d'amidon, ces cellules annexes du

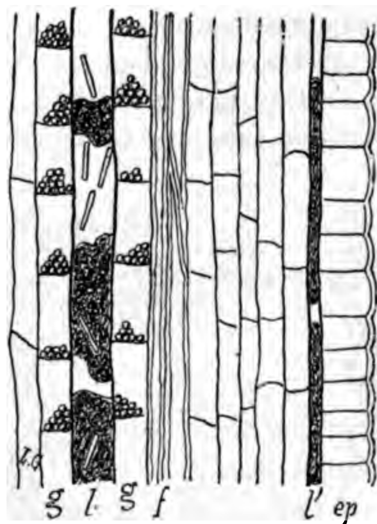


Fig. 9. — *E. palustris* L. Situation des laticifères. — *l*, laticifère de la région interne de l'écorce ; *l'*, laticifère sous-épidermique ; *g*, gaine amylacée ; *f*, fibres ; *ep*, épiderme. G. = 500.

laticifère peuvent contenir soit de la résine, soit du tannin, à réactions parfois un peu moins nettes que celles du latex; mais, dans tous les cas, leur contenu cellulaire est semblable à celui des gaines foliaires des *Anisophyllées*. Il semble donc qu'il y ait, ici encore, passage des substances plastiques des laticifères dans les cellules limitantes.

Les expériences de M. Treub (1) conduisent, comme on l'a vu, à la même hypothèse.

Mais, est-ce réellement dans ce sens que cette mutation s'effectue, ou en sens inverse? Le latex déverse-t-il sur son passage une certaine partie de son contenu dans les cellules de bordure, ou s'enrichit-il des matériaux qu'elles con-

(1) Treub, *loc. cit.*

tiennent? C'est une question sur laquelle il est bien difficile de se prononcer, pour le moment du moins. Dans la première hypothèse, qui me paraît la plus vraisemblable, les matières plastiques quitteraient les laticifères pour se condenser dans les cellules limitantes, et passer de là dans les tissus voisins où elles seraient consommées. Ce passage des laticifères aux cellules environnantes ne pouvant se faire que par voie d'osmose, elles seraient d'abord rendues solubles, et, dans cette transformation, l'amidon perdrait sa forme allongée pour revêtir celle de grains arrondis.

Enfin, je rappellerai ce cas pathologique cité par Trécul (1) et qui n'est pas sans intérêt. C'est celui d'un grand et magnifique exemplaire d'*Euphorbia rhipsaloides* qui mourut atteint d'une nécrose, s'étendant des racines à la base de la tige. L'étude anatomique de cette plante montra que tous les laticifères étaient altérés à leur passage de l'écorce dans le bois, où ils étaient fort nombreux; leur membrane était frappée d'une sorte de gélification, à la manière des cellules subissant la transformation gommeuse. Les conséquences découlent d'elles-mêmes de ce fait. L'état morbide de cette plante, paraissant commencer par l'altération des laticifères, indique suffisamment l'importance de ces organes dans les phénomènes de nutrition. D'autres expériences sont assurément nécessaires, pour établir d'une façon définitive le rôle des laticifères. Des expériences physiologiques surtout présenteraient un vif intérêt, les rapports anatomiques de ces organes avec les tissus voisins étant maintenant à peu près connus.

Mais, bien qu'elles ne soient pas absolument concluantes, les diverses observations précédemment décrites me semblent indiquer, avec assez de netteté, que la fonction des laticifères n'est pas une fonction d'excrétion.

Il ne sera pas inutile, je pense, de résumer ici les raisons

(1) Trécul, *C. R.*, 1865, p. 1351.

nombreuses qui militent en faveur de cette manière de voir:

La composition du latex, qui contient des peptones, de l'amidon, du sucre, des corps gras, du tannin, des résines, du malophosphate de calcium, est bien celle d'un produit de réserve que la plante doit forcément utiliser.

La riche distribution des laticifères dans la feuille, leurs rapports étroits avec le tissu chlorophyllien, et certaines expériences physiologiques tendent à prouver que le latex est puisé dans la feuille.

Il est ensuite distribué aux organes par la voie des laticifères, comme paraissent le montrer leurs relations avec les vaisseaux du bois et avec divers parenchymes de réserve. La réduction du parenchyme des nervures foliaires, quand l'appareil laticifère est très développé, est aussi un fait à l'appui des précédents.

Le rôle des laticifères me paraît donc être de transporter, aux diverses régions de la plante, les matières de réserve puisées par eux dans la feuille, et accumulées dans leurs rameaux sous forme de latex.

RECHERCHES

SUR

LES FAISCEAUX BICOLLATÉRAUX

Par M. J. BARANETZKY

I

Historique.

De Bary, dans son *Anatomie comparée des organes végétatifs*, donna pour la première fois le nom de « bicollatéraux » à ceux des faisceaux fibrovasculaires qui possèdent un second groupe de phloème dans leur partie tournée vers la moelle. Ce nom veut dire que le phloème intérieur forme partie intégrante de ces faisceaux, qui, de cette manière, sont munis de phloème sur leurs deux extrémités, et ce terme de De Bary, ainsi que l'idée qu'il comprend, s'est conservé jusqu'aujourd'hui.

Comme le type des faisceaux bicollatéraux sont généralement considérés les faisceaux des Cucurbitacées, chez lesquels le phloème intérieur semble embrasser immédiatement le xylème des faisceaux, car ici les vaisseaux ligneux ne sont séparés des tubes criblés que par des cellules étroites à parois minces, également analogues tant au parenchyme ligneux primaire, qu'au cambiforme du phloème primaire. Mais chez la majorité des autres familles, où l'anneau des faisceaux vasculaires est plus serré, le phloème intérieur se trouve non

vis-à-vis des faisceaux séparés, mais il forme de petits groupes, quelquefois sur plusieurs rangées, disposés en dedans de l'anneau du bois, tantôt en un anneau plus ou moins complet, tantôt en un anneau interrompu, de sorte que certaines parties de l'anneau du bois n'ont point de phloème intérieur. De plus, généralement les faisceaux de ce dernier sont séparés du xylème des faisceaux vasculaires par une couche plus ou moins épaisse de parenchyme, distinct du tissu des faisceaux et qui ressemble plus au parenchyme fondamental. D'autre part, on connaît des cas, où, vis-à-vis des faisceaux séparés de l'anneau normal, se trouvent d'autres faisceaux formant un anneau intérieur et composés de phloème et de xylème. Mais il arrive souvent alors que le xylème de ces faisceaux intérieurs disparaît, d'où résultent des formations qui se rapprochent du type des faisceaux bicollatéraux.

L'étude des formations analogues dans toute leur variété conduit à la conviction que les limites du terme « faisceaux bicollatéraux », le caractère histologique et la nature de ces faisceaux, sont bien indéterminés. Ce fait a suggéré déjà de nombreux travaux, ayant pour but d'étudier la structure et plus encore le mode de développement des faisceaux à qui l'on impute le caractère de bicollatéralité. Les auteurs partent principalement de la proposition, que le caractère de bicollatéralité ne doit être attribué qu'aux faisceaux chez lesquels le phloème intérieur se différencie du même faisceau desmogène (1) que tout le reste du faisceau, c'est-à-dire où ces deux formations ont une origine commune et se présentent ainsi anatomiquement comme une unité. On dirait qu'étant posée si précisément, la question devrait être facilement réso-

(1) Les faisceaux de méristème étroit qui se forment ordinairement chez les Dicotylédones au milieu de l'anneau formatif et qui donnent naissance aux faisceaux vasculaires sont nommés généralement faisceaux « procambiaux ». Cependant Russow a déjà remarqué que ce nom est bien mal choisi, car le tissu de « procambium », ni par son origine ni par ses fonctions, n'a aucun rapport avec ce qui, dans l'anatomie, porte le nom de « cambium ». Au lieu de faisceaux « procambiaux », Russow propose le terme de faisceaux « desmogènes », que je crois plus satisfaisant.

lue avec toute la netteté désirable et cependant, comme nous allons le voir, les divers auteurs sont arrivés à ce sujet à des résultats parfois diamétralement opposés.

M. Petersen (1), dans ses recherches, avait principalement pour but d'éclaircir la portée de la présence ou de l'absence des faisceaux intérieurs de phloème pour la systématique des groupes végétaux plus difficiles. C'est pourquoi, dans son mémoire, il cherche principalement à constater, chez les nombreux représentants des diverses familles, la simple présence des faisceaux intérieurs, qu'il ne décrit qu'en termes généraux. Son exposé du développement des faisceaux est sommaire, et encore ne le fait-il que pour un petit nombre d'espèces. Chez le *Lythrum Salicaria*, par exemple, après la différenciation des premiers vaisseaux ligneux, il reste en dedans de ces derniers un bord libre de l'anneau formatif (*Verdickungsring*), qui s'élargit ensuite par les cloisonnements ultérieurs de ses cellules et dans le méristème duquel prennent, plus tard, naissance les faisceaux de phloème. Il en est de même dans le *Melaleuca densa* et dans l'*Oenothera odorata;* mais, chez cette dernière plante, la limite de l'anneau formatif et de la moelle est moins distincte, et, d'après l'auteur, on ne saurait décider si les faisceaux de phloème prennent naissance aussi dans l'anneau formatif ou bien dans la moelle. Quant aux Cucurbitacées (*Trichosanthes villosa*), l'auteur attribue à leurs faisceaux aussi le caractère de bicollatéralité, mais son exposé de l'histoire de leur développement est très vague (p. 394).

Dans le mémoire de M. Petersen, l'exposé du mode de développement des faisceaux intérieurs chez les *Campanula latifolia* et *C. sarmatica* mérite beaucoup d'intérêt, car cette dernière plante possède, en dedans de l'anneau normal, deux autres anneaux concentriques de faisceaux vasculaires à structure normale. Le développement de ces formations s'opère essentiellement de la même manière que chez les

(1) O.-G. Petersen, *Botan. Jahrbücher*, Bd, III 1882, p. 359.

plantes ci-dessus nommées. Après le commencement des faisceaux normaux, les cellules du bord interne de l'anneau formatif se cloisonnent de nouveau, donnant une épaisse assise de méristème actif, au milieu duquel se différencie d'abord l'anneau le plus intérieur et puis l'anneau suivant des faisceaux. Ainsi, suivant M. Petersen, chez le *Campanula sarmatica*, les deux anneaux intérieurs des faisceaux autonomes ont la même origine que les groupes intérieurs de phloème des faisceaux bicollatéraux. Mais, en ce qui concerne la nature anatomique des faisceaux chez les Campanules, l'auteur se trouve déjà évidemment dans l'embarras, car il ne leur donne nulle part le nom de bicollatéraux, bien qu'il ne s'énonce non plus sur la nature de ces faisceaux.

M. Hérail, étudiant diverses anomalies de la structure des tiges chez les Dicotylédones, donne aussi une large part à l'étude des faisceaux bicollatéraux (1). Comme tels il ne reconnaît que ceux des faisceaux où le phloème intérieur se différencie non seulement dans le même faisceau desmogène, mais encore plus ou moins simultanément avec les autres parties du faisceau. L'histoire du développement a montré à l'auteur, qu'à ces conditions ne répondent que les faisceaux des Curcubitacées. Chez le *Bryonia dioica*, dans la partie moyenne des épais faisceaux desmogènes, se différencient les premières trachées et, sur leurs deux bouts (en regardant une section transversale), les groupes de phloème. Il est à noter, pourtant, que la figure donnée par l'auteur à l'appui de son assertion (Pl. XVIII, fig. 36) représente un stade de développement bien avancé, d'après lequel on ne saurait juger du mode et de l'époque de formation du groupe intérieur de phloème. Dans le reste des cas analogues, — et l'auteur dit avoir étudié les représentants de toutes les familles ayant des faisceaux intérieurs libériens, — ces derniers se forment beaucoup plus tard et par voie de cloi-

(1) *Ann. des Sc. nat.*, 7e sér., Bot., t. II, 1885, p. 203.

sonnement dans des cellules séparées ou dans des groupes de cellules de la moelle.

M. Lignier consacre principalement son ouvrage volumineux (1) à l'étude anatomique des organes végétatifs dans les familles des Mélastomacées, des Myrtacées et des Calycanthacées, attachant une attention particulière au trajet des faisceaux dans les tiges et les feuilles. Il ne trace l'histoire du développement qu'en traits généraux, quoiqu'il ne se borne pas au développement des tissus, mais qu'il touche aussi la formation du méristème lui-même des points végétatifs. A ce dernier sujet, l'auteur est venu à la conviction que, des trois couches primordiales de Hanstein, le « dermatogène » seul existe peut-être en réalité. Quant au « périblème » et au « plérome », leur distinction est très difficile, et même chez les plantes parentes, leur visibilité est très inégale; c'est pourquoi l'auteur n'y attache pas grande importance. La limite de l'écorce (périblème) ne devient généralement visible qu'avec la formation de l'anneau formatif, que l'auteur envisage comme n'étant que la couche extérieure du cylindre central, dont la partie intérieure forme ensuite la moelle. Dans son exposé de la structure et du développement des faisceaux, l'auteur évite absolument le terme « bicollatéraux » et ne parle que des faisceaux de phloème intérieurs, sans se prononcer pourtant avec plus de détail sur ce sujet.

Quant au développement de ces faisceaux, ils se forment, chez les Mélastomacées, en partie des cellules les plus intérieures du faisceau desmogène, et en partie des cellules contiguës de la moelle (p. 227, 231, 241, 248, 257). Cette dernière notion est bien inattendue, après que l'auteur a déclaré que l'anneau formatif n'est que la couche extérieure du méristème du cylindre central, et que, par conséquent, jusqu'à la différenciation définitive de la moelle, il ne peut y avoir de limite déterminée entre cette dernière et l'anneau

(1) *Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthacées, des Mélastomacées et des Myrtacées*. Paris, 1887.

formatif. Cependant, chez les Myrtacées (*Melaleuca hypericifolia*), les faisceaux intérieurs de phloème prennent naissance exclusivement dans l'anneau formatif (p. 388-389).

M. Lamounette, mécontent de la diversité des avis des auteurs précédents sur l'origine du phloème intérieur, fit de nouvelles recherches sur ce sujet (1). La plus grande partie des observations de M. Lamounette se rapporte aux hypocotyles des jeunes plantules, mais en partie aussi aux points végétatifs des tiges adultes. En ce qui concerne les premières, il est à remarquer que les hypocotyles sont les objets les moins convenables aux études en question, parce qu'il arrive souvent qu'ils présentent dans leur structure certaines particularités, ce que l'auteur lui-même a observé plusieurs fois. Du reste, quant au mode de développement du phloème intérieur, l'auteur est arrivé aux mêmes résultats, tant pour les hypocotyles que pour les points végétatifs des tiges plus développées.

L'auteur affirme, dans une courte introduction à ses recherches, que chez les Dicotylédones à structure normale les limites des faisceaux desmogènes, tant du côté de l'écorce que du côté de la moelle, sont tout à fait précises. Lors de la différenciation des éléments stables, on voit, d'après l'auteur, les premiers tubes criblés, ainsi que les premières trachées, se former sur la limite même du faisceau desmogène (p. 247). Ainsi, tout le méristème situé en dehors des vaisseaux ligneux et des tubes criblés les plus extrêmes représente la moelle et l'écorce. Une telle affirmation, qui, comme on sait, est tout à fait contraire aux faits déjà connus, a donc permis à l'auteur de tracer une limite précise entre le tissu des faisceaux desmogènes d'une part, et la moelle et l'écorce d'autre part, dès les stades les plus précoces. Là-dessus, il n'y avait plus aucune difficulté à définir avec certitude le lieu de formation du phloème intérieur

(1) *Ann. des Sc. nat.*, 7e sér., Bot., t. XI, 1890, p. 193.

En effet, chez tous les représentants des nombreuses familles que l'auteur avait étudiées, le méristème, pour former le phloème intérieur, se développait par les cloisonnements des cellules situées hors des trachées les plus extrêmes et que l'auteur reconnaissait d'avance pour la moelle. Ainsi, d'après l'auteur, le phloème intérieur se forme toujours aux dépens de la moelle. Quant aux Cucurbitacées, l'auteur est d'accord avec M. Hérail, que les premières trachées sont en effet couvertes ici par deux ou trois rangées des cellules du faisceau desmogène ; mais les cellules voisines de la moelle se cloisonnent aussi, et les tubes criblés du phloème intérieur se formant beaucoup plus tard que ceux du phloème extérieur, M. Lamounette nie aussi pour les faisceaux des Cucurbitacées le caractère de bicollatéralité (p. 211 et p. 251).

MM. Scott et Brebner cherchaient à définir si, dans les plantes dont les tiges possèdent un phloème intérieur, cette particularité s'étend aussi sur leurs racines (1). A cette occasion, ils ont suivi aussi le développement des faisceaux de phloème intérieur dans les tiges de quelques plantes. L'original de ce mémoire m'est resté inconnu, et les extraits dans *Botan. Centralblatt*, Bd. LI, p. 163 et dans *Botan. Jahresbericht*, XIX, 1, p. 579, — tout à fait identiques entre eux, — ne disent rien des observations des auteurs anglais sur le mode de développement. Mais, d'après la citation de l'auteur ci-dessous nommé, pour ce qui regarde l'histoire du développement du phloème intérieur, MM. Scott et Brebner sont parvenus à des résultats identiques à ceux de M. Petersen, savoir, que les faisceaux se forment, non dans la moelle, mais dans le bord intérieur des mêmes faisceaux desmogènes qui donnent naissance aux faisceaux vasculaires normaux.

Les recherches de M. Léon Flot avaient principalement pour but la structure histologique et l'origine de cette couche de tissu qui, dans les tiges développées des Dicotylédones, sépare la moelle de l'anneau normal des faisceaux, et forme

(1) *Ann. of Botany*, vol. V, 1891.

chez beaucoup d'entre elles une gaine médullaire bien franchement marquée, entourant les bords intérieurs des faisceaux (1). L'auteur donne à cette assise le nom de « zone périmédullaire ». Les recherches sur le développement des faisceaux dans beaucoup de plantes des familles les plus différentes ont amené M. Flot, dans tous les cas, à des résultats tout opposés à ceux de M. Lamounette. Tandis que, d'après ce dernier, les vaisseaux ligneux primaires se différencient toujours sur la limite même des faisceaux desmogènes, M. Flot a observé que les trachées sont toujours couvertes du côté de la moelle par quelques rangées de cellules du faisceau desmogène, qui donnent ensuite naissance aux diverses formations de cette zone intermédiaire que l'auteur nomme « zone périmédullaire ». Chez les plantes à structure normale, cette zone revêt la forme d'une gaine interne des faisceaux ; chez d'autres, il s'y forme des faisceaux de phloème ; chez les troisièmes, enfin, peuvent se former ici de nouveaux anneaux de faisceaux vasculaires complets. C'est pourquoi M. Flot renonce au terme « faisceaux bicollatéraux », trouvant que, dans tous les cas analogues, les faisceaux de phloème, situés en dedans de l'anneau normal des faisceaux, sont des formations indépendantes, prenant naissance dans cette zone intermédiaire, que l'on peut distinguer chez toutes les Dicotylédones, et qui, dans les cas ordinaires, ne donne naissance qu'à la simple gaine médullaire.

Ce fait étrange que, par rapport à la délimitation des faisceaux desmogènes et au lieu de formation du phloème intérieur, les divers auteurs sont arrivés à des résultats si contradictoires, M. Flot l'explique par la méthode d'exécuter les recherches. En effet, les recherches sur la formation des tissus stables dans les points végétatifs n'étaient exécutées ordinairement que sur des coupes transversales et M. Flot trouve que, justement sur les coupes transversales, la délimi-

(1) *Ann. des Sc. nat.*, 7e sér., Bot., t. XVIII, 1893, p. 37.

tation des faisceaux desmogènes du côté de la moelle est souvent très peu précise. Sur les coupes longitudinales, au contraire, cette limite, d'après l'auteur, dès les stades les plus jeunes, est toujours bien nette. Il est donc à remarquer que cette explication ne tient pas compte des trouvailles de M. Lamounette, car c'est justement sur les coupes transversales que cet auteur trouvait la limite entre le tissu des faisceaux desmogènes et la moelle tout à fait tranchée. M. Flot faisait ses observations sur le développement exclusivement sur les coupes longitudinales, sur lesquelles, d'après lui, les cellules longues et étroites du faisceau desmogène de très bonne heure se distinguent déjà nettement des cellules courtes et larges de la moelle (p. 46, 58).

Ainsi donc, l'étude historique de la question concernant les faisceaux bicollatéraux amène à la conclusion que le sens même de ce terme, c'est-à-dire la nature et le caractère des faisceaux en question restent toujours tout à fait vagues. On n'a fait aucune tentative pour établir le type *histologique* des faisceaux bicollatéraux et quelques-uns des auteurs prenaient pour tels des formations histologiquement tout à fait différentes. Apparemment, tous les auteurs espéraient résoudre la question uniquement par la voie des recherches sur l'histoire du développement et les auteurs qui acceptaient l'existence de faisceaux bicollatéraux exigeaient pour le caractère de ces faisceaux que leur phloème intérieur se développât dans les mêmes faisceaux desmogènes et quelques-uns encore qu'il se différenciât simultanément avec les autres parties du faisceau fibro-vasculaire.

Ainsi, M. Petersen, à cause de leur naissance dans l'anneau formatif commun, reconnaît l'existence des faisceaux bicollatéraux non seulement chez toutes les plantes chez lesquelles, en dedans de l'anneau normal des faisceaux, se trouvent des groupes de phloème seul, mais il semble porté à étendre ce terme aux plantes (certaines espèces de Campanules) où, en dedans de l'anneau normal, se trouvent de

nouveaux anneaux de faisceaux complets, mais qui prennent naissance dans le même anneau formatif (*l. c.* p. 394). M. Lignier, ainsi que MM. Scott et Brebner, en vinrent à la même conclusion concernant les plantes qu'ils ont étudiées. M. Hérail ne reconnaît pour bicollatéraux que les faisceaux chez lesquels l'origine du phloème interne est non seulement commune, mais encore simultanée avec les autres parties du faisceau et ainsi trouve-t-il que les Curcurbitacées seules possèdent des faisceaux bicollatéraux. M. Lamounette nie le caractère bicollatéral des faisceaux, même chez les Cucurbitacées. Enfin, M. Flot introduit dans l'anatomie végétale l'idée d'une zone intermédiaire, ce qui lui fait croire que toutes les formations qui naissent en dedans de l'anneau normal des faisceaux prennent leur origine dans cette zone intermédiaire, et représentent ainsi des formations tout à fait indépendantes.

Le fait, que la limite entre l'anneau formatif et la moelle apparaissait aux divers auteurs d'une manière si différente, — ce qui a été justement la cause d'une si grande discordance, — ne peut être uniquement attribué au manque d'attention de la part des observateurs. Ce fait a sans doute un autre fondement, que je tâcherai d'éclaircir dans la suite, et qui est, à mon avis, un cas bien instructif dans l'histoire de notre science.

II

Caractère histologique des faisceaux bicollatéraux.

La nature des divers systèmes anatomiques chez les plantes supérieures est définie non seulement par leur origine et leur mode de développement, mais encore par leur structure histologique. Dans les faisceaux normaux, le phloème est immédiatement contigu au bois, duquel au moins il n'est pas séparé par quelque tissu hétérogène. En partant de ce trait fondamental de la structure du faisceau,

nous ne pouvons envisager comme bicollatéraux que ceux des faisceaux qui possèdent sur leur bord intérieur un second groupe de phloème embrassant le système aussi immédiatement que le fait le phloème extérieur. Mais d'après ce qu'on en sait aujourd'hui, une telle structure n'est propre apparemment qu'aux faisceaux des Cucurbitacées et des Mélastomacées. Chez d'autres familles à structure analogue, les faisceaux de phloème interne sont toujours séparés du xylème par une couche plus ou moins épaisse de parenchyme, dont les cellules plus larges et plus épaissies diffèrent beaucoup du parenchyme ligneux primaire, et forme une couche de tissu histologiquement hétérogène. Mais même si l'on prend ce tissu intermédiaire pour le parenchyme ligneux primaire modifié, à l'idée de faisceaux bicollatéraux s'oppose la disposition des groupes de phloème intérieur. Chez des plantes à anneau ligneux compact, — ce qui a lieu dans la majorité des cas, — le phloème intérieur par sa disposition ne correspond point à la position dans l'anneau des faisceaux normaux et forme tantôt de gros faisceaux séparés, tantôt de longues bandes arquées avec espaces intermédiaires plus ou moins larges (*Hoya carnosa*, *Asclepias curassavica*, etc.).

Des cas pareils, qu'on aurait peine à subordonner au type des Cucurbitacées, conduisent involontairement à l'idée que les groupes intérieurs de phloème, tout à fait indépendants des faisceaux normaux par leur disposition et de plus séparés de ces derniers par une assise de tissu hétérogène, ne sont pas des parties intégrantes de ces faisceaux, mais représentent des formations tout à fait indépendantes. Cette manière de voir s'affermit encore par l'étude des formations médullaires qu'on rencontre chez diverses autres plantes. Très instructif sous ce rapport est, par exemple, le genre *Campanula*. La plupart des espèces de ce genre ont la structure tout à fait normale ; mais, chez beaucoup d'autres, à l'intérieur de l'anneau normal se trouve un anneau de faisceaux séparés, à section tantôt arrondie,

tantôt allongée, et qui, chez les *Campanula rosifolia*, *C. petræa*, *C. macrantha*, etc., ne sont composés que de phloème seul, en présentant alors une structure analogue à celle des Solanacées, Asclépiadacées, Apocynacées, etc. Le plus souvent pourtant, autour de ces faisceaux de phloème, ou seulement sur leur bord extérieur, se forme dans la suite un cambium qui dépose non seulement du phloème mais aussi du bois secondaire, ce qui a lieu par exemple chez les *C. pyramidalis*, *C. pendula*, *C. simplex*, *C. collina* et beaucoup d'autres. Il se forme ainsi un second anneau de faisceaux composés de bois et de liber et disposés indépendamment des faisceaux de l'anneau normal.

D'autre part, un anneau intérieur de faisceaux composés de xylème et de phloème s'observe aussi chez certaines espèces de *Rumex*, *Rheum*, *Aralia*. Chez ces plantes, les faisceaux de l'anneau normal sont séparés l'un de l'autre par de larges espaces interfasciculaires, et les faisceaux intérieurs sont disposés ici de la même manière que les groupes intérieurs du phloème chez les Cucurbitacées, c'est-à-dire que chacun est placé devant un faisceau normal, auquel il est rattaché par une bande de tissu bien différent du parenchyme fondamental. Chez les *Rumex* et les *Rheum*, tous les faisceaux de l'anneau intérieur, à mesure qu'ils approchent de leurs extrémités, perdent peu à peu leur bois ; sur la coupe transversale de l'entre-nœud, surtout plus près de son extrémité inférieure, nous trouvons donc dans l'anneau intérieur tantôt des faisceaux à composition normale, tantôt des faisceaux de phloème seul, unis, comme je viens de le dire, par une bande de tissu avec l'extrémité intérieure du faisceau normal. Les formations, telles que nous les voyons chez les *Rumex* et les *Rheum*, ne peuvent être considérées comme des faisceaux « doubles » et l'on ne peut guère douter que les faisceaux de l'anneau intérieur, ayant la composition normale du faisceau fibrovasculaire et, de plus, séparés des faisceaux de l'anneau normal par une assise de tissu hétérogène, ne soient des faisceaux tout à fait indé-

pendants. Mais les faisceaux intérieurs des plantes ci-nommées n'ont cette position normale que dans leur portion moyenne. Approchant de leur bout inférieur, comme je viens de le dire, ils perdent le bois et deviennent de simples faisceaux de phloème, disposés toujours devant les faisceaux normaux. Ces faisceaux de phloème ne peuvent donc être évidemment considérés comme une partie des faisceaux normaux auxquels ils sont contigus, puisqu'ils sont le prolongement direct des faisceaux indépendants.

Ainsi, l'étude comparée des faisceaux internes conduit avant tout à la nécessité de compléter comme il suit les notions habituelles sur le faisceau fibrovasculaire : les faisceaux peuvent être *complets*, composés de xylème et de phloème, ou bien *incomplets*, et dans ce dernier cas toujours composés de phloème seul. Les faisceaux de l'anneau intérieur chez les *Rumex* et les *Rheum*, étant complets dans leur partie moyenne, deviennent peu à peu incomplets vers leurs deux extrémités. Dans le genre *Campanula*, où chez plusieurs espèces les faisceaux intérieurs en produisant du bois secondaire deviennent complets et par conséquent manifestent la nature de faisceaux indépendants, nous devons évidemment considérer comme faisceaux vasculaires incomplets les faisceaux de phloème qui, chez quelques autres espèces, occupent dans la tige une position tout à fait analogue. De plus, chez le *C. latifolia*, par exemple, les faisceaux intérieurs, tantôt forment du bois secondaire, tantôt n'en forment pas et gardent la structure de simples faisceaux de phloème (M. Petersen, *loc. cit.*, p. 388) ; dans une tige fleurie que j'ai examinée, les faisceaux intérieurs plus vigoureux formaient du bois, tandis que les faisceaux plus faibles n'en formaient point, ce qui démontre sans aucun doute le caractère analogue de ces formations.

Si, après cela, on passe aux autres familles, telles que les *Solanacées*, *Asclépiadacées*, *Apocynacées*, *Myrtacées*, *Convolvulacées*, etc., dont les faisceaux intérieurs ne forment jamais de bois, on trouve, comme il a été dit plus haut,

que la disposition même de ces faisceaux, qui ne montre aucun rapport avec les faisceaux de l'anneau normal, dont ils sont séparés de plus par une couche de parenchyme hétérogène, nous fait considérer les faisceaux intérieurs de phloème comme étant des formations tout à fait indépendantes.

Toutes ces analogies, et les formes transitoires que je viens de signaler, pourraient suffire, à mon avis, pour inspirer la conviction que les faisceaux intérieurs de phloème doivent être considérés comme des faisceaux indépendants, mais incomplets. Pourtant, en acceptant l'existence de faisceaux bicollatéraux chez les Cucurbitacées, il reste toujours la possibilité de l'existence du type particulier de ces faisceaux, et en vue de cela la nature des faisceaux intérieurs de phloème dans quelques cas transitoires peut donc rester incertaine. C'est pourquoi je passe maintenant aux observations concernant la nature anatomique des faisceaux vasculaires chez les Cucurbitacées.

Les Cucurbitacées de notre flore ont la structure connue, qui a même servi pour type des faisceaux bicollatéraux. Des Cucurbitacées exotiques, je n'ai pu examiner que les tiges de *Cucurbita perennis*, de *Bryonia abyssinica*, de *Rhynchocarpa dissecta* et de *Zehneria* (*Pilogyne*) *suavis*. Toutes ces plantes m'ont montré, dans la structure de leurs faisceaux, une particularité essentielle, qui a échappé jusqu'ici à l'attention des observateurs. C'est que, dans toutes ces plantes, les faisceaux intérieurs de phloème forment souvent leur propre xylème, qui est produit sur leur bord extérieur, tourné vers le faisceau normal. Ils deviennent ainsi des formations qui ne se distinguent des anneaux doubles de faisceaux vasculaires des *Rumex* ou des *Rheum* que parce que le faisceau interne est situé très près du faisceau normal, dont il n'est séparé que par deux ou trois rangées de cellules étroites de parenchyme à parois minces. La figure 1, planche VII, représente un tel faisceau intérieur complet de la tige de *Zehneria suavis*. Il semble que, dans les tiges

vivaces des Cucurbitacées, les faisceaux intérieurs de phloème sont toujours pourvus sur leur côté extérieur de cambium, qui, cependant, dans les cas ordinaires, ne dépose que du phloème secondaire. Mais, comme je viens de le dire, il arrive assez souvent que dans quelques faisceaux se forme aussi du bois secondaire, dont la structure est alors la même que dans les faisceaux normaux, excepté la présence des vaisseaux primaires. Je regrette de n'avoir eu à ma disposition que des matériaux très insuffisants, qui consistaient en petits morceaux de vieilles tiges, sur lesquelles il était impossible de suivre les premiers stades du développement du bois.

De toutes les Cucurbitacées ci-dessus nommées, la formation du bois dans les faisceaux internes arrive le plus souvent chez le *Rhynchocarpa dissecta*, moins souvent chez les *Zehneria suavis* et *Bryonia abyssinica*, tandis que chez le *Cucurbita perennis* le bois dans les faisceaux intérieurs ne se forme qu'assez rarement. En outre, même dans les entre-nœuds contigus de la même tige, le nombre de faisceaux intérieurs complets peut être inégal et enfin les coupes transversales à diverses hauteurs d'un même entre-nœud peuvent offrir sous ce rapport des différences notables. La cause en est que le bois dans le faisceau intérieur ne se continue souvent que dans une partie de l'entre-nœud. Après avoir pris naissance dans le nœud, ce bois devient toujours moins abondant et se réduit ensuite à un seul vaisseau, qui en se rétrécissant peu à peu disparaît enfin définitivement. De cette manière, il arrive quelquefois que le bois des faisceaux intérieurs cesse déjà près du milieu de l'entre-nœud ; chez le *Cucurbita perennis*, dans les deux entre-nœuds que j'ai étudiés, il ne s'étendait même pas au delà de 2 à 3 millimètres au-dessous du nœud. Le plus souvent le bois des faisceaux intérieurs diminue dans l'entre-nœud, de haut en bas, et disparaît vers l'extrémité inférieure de l'entre-nœud, ce qui a lieu chez les *Rhynchocarpa, Bryonia*, *Cucurbita perennis*. Par contre, chez

le *Zehneria*, le bois des faisceaux vasculaires internes cessait dans mon échantillon vers l'extrémité supérieure de l'entre-nœud, en s'étendant par conséquent de bas en haut. Il arrive quelquefois pourtant que le bois des faisceaux internes se prolonge d'un entre-nœud dans le suivant (*Rhynchocarpa*) ou bien n'a point d'extrémités libres, ne s'étendant que du nœud au nœud (*Rhynchocarpa* et *Zehneria*). Je veux donner ici quelques détails concernant les tiges que j'ai examinées.

Pour le *Rynchocarpa dissecta*, j'avais à ma disposition une portion de tige de 5-6 millimètres d'épaisseur, composée d'un entre-nœud entier (d'environ 25 millimètres de longueur) et d'une partie de l'entre-nœud plus bas (de 7-8 millimètres de longueur). Sous le nœud de l'entre-nœud supérieur, sur quinze à seize faisceaux normaux, sept faisceaux internes avaient du bois ; mais l'un d'eux n'avait qu'un vaisseau, qui se perdait dans le premier tiers de l'entre-nœud, et vers le milieu de l'entre-nœud disparaissait aussi le bois d'un autre faisceau interne. Dans le tiers inférieur de l'entre-nœud, un vigoureux faisceau interne, au bois abondant, se bifurquait, et tandis qu'une de ses branches, composée de phloème et de bois, se dirigeait lentement vers le faisceau intérieur voisin (privé de bois) pour confluer avec lui, une autre branche (gardant une partie de son bois) restait à sa place. Or, dans l'extrémité inférieure de l'entre-nœud se trouvaient six faisceaux internes complets, qui passaient comme tels dans l'entre-nœud suivant. Au nœud, recevaient du bois abondant trois nouveaux faisceaux internes et, dans la partie supérieure de l'entre-nœud suivant, sur vingt à vingt-un faisceaux normaux, neuf faisceaux internes avaient du bois ; mais il n'y avait que six d'entre eux dont le bois avait atteint le bout du tronçon que je possédais. Il était intéressant de voir dans cet échantillon un faisceau intérieur, à bois abondant, parcourir tout l'entre-nœud supérieur et une partie de l'entre-nœud suivant, en restant séparé complètement du faisceau normal opposé par une large zone de gros parenchyme, semblable à celui

des rayons interfasciculaires. Ce faisceau est représenté dans la figure 2, à laquelle il faut ajouter que, dans son cours ultérieur, ce faisceau s'éloignait encore beaucoup plus du faisceau normal, tandis que le parenchyme ambiant prenait tout à fait le caractère du parenchyme médullaire. Mais, plus loin, ce faisceau s'était de nouveau rapproché du faisceau vasculaire normal, occupant sa place habituelle.

Dans le *Bryonia abyssinica*, j'ai étudié trois entre-nœuds d'une tige adulte d'environ 2 millimètres d'épaisseur. Dans l'entre-nœud supérieur, un seul faisceau interne avait du bois secondaire, qui disparaissait vers le bout inférieur du même entre-nœud, tandis que dans l'entre-nœud suivant tous les faisceaux internes manquaient de bois. Dans le troisième entre-nœud, trois faisceaux internes sur dix avaient du bois, mais chez deux d'entre eux il se perdait à diverses hauteurs dans l'entre-nœud, tandis que chez le troisième il s'étendait jusqu'au nœud.

Pour le *Zehneria* (*Pilogyne*) *suavis*, je disposais d'un entre-nœud entier (environ 40 millimètres de longueur) et de la partie supérieure de l'entre-nœud suivant (d'à peu près 20 millimètres de longueur). Dans l'extrémité libre de ce dernier, la coupe transversale a montré neuf faisceaux vasculaires normaux. L'un d'eux, très vigoureux, manquait du faisceau intérieur et, sur huit faisceaux intérieurs existants, trois avaient du bois. L'un de ces derniers ne put être suivi à cause d'une lésion de la tige. Chez les deux autres, vers l'extrémité *supérieure* de l'entre-nœud, le bois devenait toujours moins abondant et, chez l'un d'eux, cessait complètement. Dans l'entre-nœud situé plus haut, il y avait aussi 9 faisceaux vasculaires normaux et l'un d'eux (sur le côté opposé de la tige) était privé aussi de faisceau intérieur. Sur huit faisceaux internes, deux, dans la partie inférieure de l'entre-nœud, avaient du bois assez abondant, qui persistait jusqu'à l'extrémité supérieure de l'entre-nœud; toutefois il était ici moins abondant que dans sa partie inférieure.

Pour le *Cucurbita perennis*, dans deux longs entre-nœuds,

de 3-4 millimètres d'épaisseur, que j'ai étudiés, il y avait dans chacun d'eux dix faisceaux vasculaires normaux. Dans la partie supérieure de l'un des entre-nœuds, j'ai pu voir un seul, et dans l'autre, deux faisceaux internes ayant du bois, quoique très peu abondant. La figure 3 représente un de ces .ces faisceaux tourné autour de son axe, par rapport à son faisceau vasculaire normal. Il y avait aussi un faible faisceau intérieur, avec quelques éléments de bois secondaire, qui était très éloigné de son faisceau vasculaire normal et entouré de gros parenchyme ayant le caractère de parenchyme médullaire (fig. 4). Comme il a été dit plus haut, chez le *Cucurbita perennis*, le bois des faisceaux intérieurs disparaissait toujours bien près au-dessous du nœud.

L'insuffisance des matériaux ne m'a pas permis de suivre avec plus de détail le trajet des faisceaux internes dans les nœuds. Chez les Cucurbitacées que j'ai examinées, dans les nœuds, se trouve toujours tout un réseau compliqué d'anastomoses. En ce qui concerne au moins les faisceaux internes complets, j'ai pu, quelquefois, voir clairement que dans les nœuds le bois de ces faisceaux se sépare de son phloème et se joint tantôt au bois des faisceaux normaux voisins, tantôt au bois des anastomoses, formant un réseau dans la partie centrale de la tige. Souvent, le bois du faisceau interne se divise en deux branches, qui peuvent prendre une direction opposée. Ce qui est certain, c'est que le bois des faisceaux internes, dans les nœuds, entre en connexion avec le bois des faisceaux vasculaires normaux, soit immédiatement, soit au moyen des anastomoses nodales.

Les particularités de structure que je viens de décrire, étant évidemment très répandues dans les tiges vivaces des Cucurbitacées, ne laissent, à mon avis, aucun doute, que les faisceaux de phloème, situés sur les bords internes des faisceaux vasculaires normaux de ces plantes, ne soient des formations tout à fait analogues aux faisceaux vasculaires internes dans les tiges de *Rumex* et de *Rheum*. Les faisceaux internes de phloème chez les Cucurbitacées, ayant

formé leur propre bois, représentent, sans aucun doute, des faisceaux vasculaires indépendants. Un tel caractère se manifeste le plus clairement dans les cas assez fréquents où un tel faisceau se sépare complètement du faisceau normal, en s'enfonçant plus ou moins dans la moelle, ce qui a lieu parfois aussi avec les faisceaux internes du phloème privés de bois. L'indépendance de ces faisceaux se manifeste encore en ce que, dans leur course au milieu de l'entre-nœud, ils peuvent se diviser ou passer d'un faisceau vasculaire normal à un autre.

D'après tout cela, il ne reste qu'à reconnaître que les faisceaux internes de phloème, dans les tiges des Cucurbitacées, sont des faisceaux vasculaires autonomes, disposés, comme chez les *Aralia* ou certaines Polygonacées, un à un vis-à-vis des faisceaux vasculaires normaux. Dans les tiges herbacées, ces faisceaux restent incomplets, mais dans les tiges vivaces, quelques-uns d'entre eux reçoivent la structure de faisceaux vasculaires complets, bien que ce ne soit ordinairement que dans une certaine partie de leur étendue, ce qui du reste a aussi lieu dans les faisceaux vasculaires internes des Polygonacées.

En ce qui concerne les Mélastomacées, je n'ai point étudié moi-même les plantes de cette famille. Toutefois, l'analogie même de structure de ces faisceaux avec leur structure chez les Cucurbitacées rend très probable la supposition que chez les Mélastomacées les groupes internes de phloème dans les faisceaux vasculaires normaux sont aussi des faisceaux indépendants, bien qu'incomplets. M. Vöchting indique, dans ses recherches sur la structure des tiges chez les Mélastomacées (1), que chez l'*Heterocentron diversifolium* (2) les faisceaux les plus volumineux de phloème interne sont quelquefois pourvus de leurs propres vaisseaux

(1) *Botan. Abhandlungen, herausgegeben von J. Hanstein*. Bd. III.

(2) A propos de cela, M. Lignier (*loc. cit.*, p. 199) fait la remarque que la plante décrite sous ce nom par M. Vöchting est l'*Heteronema diversifolium*.

spiraux (*loc. cit.*, p. 9). Cette indication est d'une grande valeur pour notre question, car elle prouve que, chez les Mélastomacées aussi, les groupes internes de phloème ont le caractère de faisceaux vasculaires autonomes qui, tout en étant ordinairement incomplets, peuvent recevoir pourtant quelquefois la composition de faisceaux vasculaires complets. L'étude plus détaillée des faisceaux des Mélastomacées ferait probablement observer ce cas plus souvent que cela n'a été jusqu'ici. D'après M. Hérail (*loc. cit.*, p. 275), chez les Composées liguliflores, les faisceaux internes de phloème reçoivent aussi souvent la composition de faisceaux vasculaires complets.

Ainsi donc, chez les Cucurbitacées et les Mélastomacées, où la structure des faisceaux vasculaires pourrait exciter le plus de doute, ces derniers sont composés de deux faisceaux vasculaires autonomes, tournés l'un vers l'autre par leurs parties ligneuses, et dont celui qui est situé à l'intérieur reste pour la plupart incomplet. Là-dessus, on ne saurait plus conserver de doute au sujet des nombreux cas où, au bord intérieur de l'anneau normal ligneux, se trouvent épars des groupes de phloème qui ne reçoivent pourtant jamais de bois. J'ai remarqué déjà plus haut que la disposition même de ces faisceaux, tout à fait indépendante de la disposition des faisceaux vasculaires de l'anneau normal, les fait considérer comme faisceaux vasculaires autonomes, mais incomplets. Une telle indépendance se manifeste aussi dans diverses autres propriétés et relations de ces faisceaux intérieurs. Ainsi, dans leur parcours dans diverses parties de la plante, les faisceaux intérieurs, pour la plupart, ne sont point liés avec les faisceaux vasculaires normaux. Pendant que ces derniers marchent dans un entre-nœud parallèlement à son axe, le cours des faisceaux internes, chez beaucoup de plantes, est sinueux dans le plan tangentiel, ce qui amène les faisceaux voisins à sans cesse s'unir et se désunir. Chez l'*Asclepias syriaca*, les faisceaux intérieurs seuls forment, dans les nœuds, un réseau serré d'anastomoses, dans la forma-

tion duquel les faisceaux vasculaires normaux ne participent point. Enfin, les faisceaux de phloème, dans toutes les tiges ligneuses, semblent former toujours sur leur bord extérieur un cambium, qui s'unit peu à peu en un anneau plus ou moins complet, mais qui ne dépose que du phloème secondaire. La capacité de former leur propre cambium doit être envisagée aussi comme caractéristique de faisceaux autonomes. Quoique Vesque ait donné à ce cambium le nom de « faux cambium » (1), d'après le mode de son activité c'est le nom de *cambium unilatéral* qui lui conviendrait le mieux, correspondant aux particularités de structure des faisceaux vasculaires incomplets.

Ainsi, cette partie de mes recherches conduit aux résultats suivants :

1° Les faisceaux bicollatéraux n'existent pas;

2° Les faisceaux vasculaires peuvent être *complets*, c'est-à-dire composés de xylème et de phloème, ou bien *incomplets*, et en ce cas ils sont composés dans les tiges de phloème seul. Le faisceau vasculaire peut n'être complet que dans une partie de son étendue, pour, en perdant peu à peu son épaisseur, se transformer en un faisceau incomplet;

3° Les faisceaux de phloème situés, chez plusieurs Dicotylédones, en dedans de l'anneau normal des faisceaux vasculaires ou des faisceaux séparés de cet anneau, représentent des faisceaux autonomes, capables de s'épaissir par l'activité d'un propre cambium unilatéral.

III

Mode de développement des faisceaux vasculaires internes.

Le court aperçu historique donné plus haut fait voir que l'attention de tous les observateurs était principalement

(1) *Ann. des Sc. nat.*, 6e sér., t. II.

fixée sur le mode, ou plutôt sur le lieu de formation des faisceaux internes dans certaines couches définies du méristème primitif. Mais les divers anatomistes sont arrivés, à ce sujet, à des résultats tout opposés. La question concernant la nature anatomique des faisceaux « bicollatéraux » peut être résolue, comme je viens de le démontrer, par des recherches attentives sur l'histologie comparée des formations analogues. Mais la discordance principale des avis des auteurs, dans une question apparemment si simple, est elle-même capable d'exciter l'intérêt et le désir d'en révéler les sources. Voilà pourquoi, à mon tour, j'ai suivi aussi le mode de développement des faisceaux internes, tant complets qu'incomplets, chez un nombre considérable de représentants des diverses familles. Les méthodes que j'ai suivies dans ces recherches étaient les mêmes qu'à propos de mes recherches sur le développement des points végétatifs chez les Monocotylédones (1). Les coupes minces des points végétatifs, débarrassées de leur contenu cellulaire au moyen de l'eau de Javel, étaient colorées ensuite par l'hématoxyline. Les figures que je donne ici, suffisamment grossies, sont copiées, à l'aide de la chambre claire d'Abbe, avec toute la précision possible. J'ai tâché de reproduire exactement non seulement les contours des cellules, mais aussi tout le caractère des différentes couches de méristème, ce qui, dans le cas présent, est d'une grande importance.

Presque toutes les recherches sur le mode de formation des faisceaux vasculaires dans les points végétatifs étaient faites, jusqu'à présent, sur des coupes transversales. En effet, le caractère du méristème des faisceaux desmogènes, qui dépend de ses cloisonnements rapides dans la direction presque exclusivement longitudinale, se fait voir avec le plus de précision sur les coupes transversales. A mesure que, vers le bord du faisceau desmogène (ou, en général, de l'anneau formatif), les cloisonnements longitudinaux caractéris-

(1) *Ann. des Sc. nat.*, 8e sér., t. III.

tiques deviennent moins fréquents, les cellules deviennent surtout plus larges et plus épaissies, en recevant en même temps des méats intercellulaires, changements que les coupes transversales seules permettent de suivre avec toute la précision désirable. C'est pourquoi, dans mes recherches, je me suis aussi servi presque exclusivement des coupes transversales.

Mais, comme il a été dit plus haut, M. Flot attribuait la cause de la discordance des anatomistes à ce que les recherches en question étaient exécutées exclusivement sur les coupes transversales, sur lesquelles la limite de la moelle devait être souvent peu précise. En même temps, d'après cet auteur, sur les coupes longitudinales cette limite est toujours nettement visible. Comme un exemple le plus frappant, M. Flot cite les points végétatifs de *Lythrum Salicaria*. Les points végétatifs de cette plante, je ne les avais pas à ma disposition, mais j'ai vérifié l'indication de M. Flot sur les points végétatifs de *Lycium europæum* où, sur les coupes transversales, le passage du tissu de l'anneau formatif sur son bord intérieur est aussi très graduel. Je commence donc l'exposé de mes recherches sur le développement des faisceaux internes par le *Lycium europæum*, l'ordre n'étant d'aucune importance dans la description des plantes que j'ai étudiées.

SOLANACÉES.

Lycium europæum. — Sur des coupes transversales, l'anneau formatif est très étroit, et, comme on le voit sur la figure 5, dans le stade bien jeune du développement, à cause des cloisonnements abondants dans tout le méristème primitif, la limite de l'anneau formatif non seulement du côté de la moelle, mais aussi du côté de l'écorce, est encore tout à fait vague. Mais dans l'écorce primaire bientôt les cloisonnements deviennent moins fréquents et c'est pourquoi vers l'époque de différenciation des premiers tubes criblés

la limite du côté de l'écorce devient tout à fait nette, et les tubes criblés primaires se trouvent couverts en dehors par une seule rangée de cellules de la gaine future (fig. 6, 8-10). Au contraire, sur le côté intérieur de l'anneau formatif, les cloisonnements longitudinaux dans le méristème ne se ralentissent que très graduellement vers le centre de la tige, ce qui fait que la limite intérieure de l'anneau formatif reste tout à fait vague ; jusqu'à l'époque où les premiers vaisseaux internes commencent à se différencier, on ne saurait indiquer aucun critérium pour tracer la limite entre le tissu de l'anneau formatif et celui de la moelle future (fig. 6, 8). Par rapport aux dimensions des cellules, ainsi qu'à l'épaisseur de leurs parois et enfin à l'apparition des méats intercellulaires, la transition du tissu de l'anneau formatif à la moelle est toujours tout à fait graduelle, ce qui est bien clair, car toutes les propriétés du méristème dépendent uniquement des cloisonnements plus ou moins fréquents de ses cellules. En observant attentivement les phénomènes qui ont lieu sur le bord intérieur de l'anneau formatif, il est aisé de se convaincre que, de ce côté, se joignent à lui toujours de nouvelles cellules du méristème fondamental. De là vient principalement que les cellules de l'anneau formatif dans la zone extérieure sont beaucoup plus étroites, et vont s'élargissant graduellement vers son bord intérieur.

Si pourtant, comme je viens de le dire, la limite intérieure de l'anneau formatif est généralement tout à fait confuse, il n'est pas rare de trouver par endroits, dans la même coupe transversale, cette limite marquée, au contraire, très précisément. Cette inégalité même de délimitation de l'anneau formatif au même niveau de la tige prouve que ce phénomène n'est que d'une importance secondaire. En effet, si dans quelques cellules séparées du méristème, voisines de l'anneau formatif, les cloisonnements par accident se ralentissent, ces cellules se distingueront aussitôt des autres par leur plus grande largeur. Dans la zone intérieure de l'anneau formatif, où les cellules se cloisonnent avec moins

d'énergie, ces cloisonnements sont en même temps moins réguliers et c'est pourquoi la largeur des cellules ne peut être envisagée ici comme un critérium de quelque valeur essentielle. On s'en convaincra le mieux en observant attentivement le mode de formation des premières trachées. Le plus souvent, la première trachée est recouverte en dedans ne fût-ce que par une seule rangée de cellules étroites (fig. 9). Mais il arrive quelquefois qu'au contraire elle est recouverte de cellules beaucoup plus larges (fig. 6), ou bien elle peut être entourée de tous côtés par des cellules qui se distinguent tellement par leur largeur, que la trachée semble être située hors de l'anneau formatif (fig. 7). Dans les cas pareils, la formation d'une trachée semble exciter l'activité des cellules contiguës, qui aussitôt commencent à se cloisonner et ordinairement dans le sens tangentiel par rapport à la trachée (fig. 6, 7, 8). Cela prouve que les couches du méristème fondamental, attenant à l'anneau formatif d'en dedans, ne se distinguent pas de celui-ci par quelques propriétés spécifiques, mais seulement par le degré de l'activité, qui vers le centre de la tige s'affaiblit tout à fait graduellement.

Ainsi, peu à peu l'anneau formatif s'accroît en largeur sur son bord intérieur et avec cela les vaisseaux ligneux les plus internes sont couverts par une couche de plusieurs rangées du méristème à cellules étroites. Sur la limite interne d'un tel anneau formatif se différencient enfin les faisceaux vasculaires internes. Quant à l'époque de leur formation, ils précèdent ou suivent l'apparition des premiers vaisseaux ligneux du faisceau normal, — ce qui dans les diverses portions d'un même faisceau vasculaire s'opère inégalement. Sanio à déjà trouvé que, dans les faisceaux foliaires, la différenciation des vaisseaux ligneux commence dans la partie supérieure, à la sortie du faisceau de la feuille, en s'étendant de là graduellement en bas. A ce que j'ai observé, cette loi paraît être générale pour toutes les Dicotylédones, et la différenciation des vaisseaux ligneux primaires

ne marche ordinairement le long du faisceau qu'assez lentement. Les tubes criblés, au contraire, se différencient presque simultanément sur toute l'étendue du faisceau, et cela se rapporte également tant au phloème des faisceaux normaux qu'à celui des faisceaux vasculaires internes.

Chez les plantes où les faisceaux vasculaires internes forment un anneau compact, indépendamment de la disposition des faisceaux vasculaires normaux, leurs tubes criblés commencent à se différencier bientôt après l'apparition des premières trachées dans l'anneau normal. C'est pourquoi vis-à-vis des parties supérieures des faisceaux foliaires, les faisceaux internes ne forment leurs tubes criblés qu'après la différenciation des vaisseaux ligneux primaires du faisceau vasculaire normal (fig. 6, 9). Par contre, aux endroits qui correspondent aux parties plus basses des faisceaux foliaires, les tubes criblés intérieurs se différencient plus tôt que les trachées dans les faisceaux normaux (fig. 10). En ce dernier cas, nous voyons les parties de l'anneau formatif sur les deux bords duquel se sont différenciés déjà les faisceaux de phloème séparés, mais encore sans aucune trace d'éléments ligneux. Les parties, comme celle qui est représentée dans la figure 10, montrent clairement que les faisceaux vasculaires internes se différencient dans la même couche formative qui donne naissance aux faisceaux normaux. Après la différenciation des faisceaux internes, les cellules de méristème qui les séparent (fig. 10, *m*, *m*,) commencent à s'accroître en formant dans la suite des rayons interfasciculaires.

Or, nous avons vu que, durant toute la période de développement, il est impossible de tracer sur les coupes transversales, en quelque moment que ce soit, une limite définie du bord intérieur de l'anneau formatif, ce dernier continuant toujours à s'élargir lentement aux dépens des cellules voisines du méristème central. Mais, comme il a été dit plus haut, M. Flot affirme que l'anneau formatif ne présente un tel aspect sur son bord intérieur que sur les coupes

transversales ; sur les coupes longitudinales, au contraire, dès les stades les plus jeunes, il est délimité bien nettement. La préparation des tranches longitudinales offre bien des difficultés, car ces tranches doivent être non seulement complètement parallèles à l'axe du cône végétatif, mais, pour suivre la transition de l'anneau formatif à la moelle, ces tranches doivent être aussi tout à fait radiales. Les tranches parfaitement réussies sont rares et c'est pourquoi l'étude exécutée sur les coupes longitudinales mérite toujours moins de confiance. Je préparais les coupes longitudinales des points végétatifs de *Lycium europæum*, imbibés de paraffine, à l'aide du microtome en cherchant à orienter les objets de manière à obtenir les tranches aussi parallèles que possible à l'axe du cône végétatif. D'une longue série de telles tranches, je ne me servais que des moyennes d'entre elles, c'est-à-dire de celles qui étaient plus ou moins radiales.

Contrairement aux affirmations de M. Flot, ces coupes m'ont montré tout à fait la même chose que les coupes transversales. Les figures 11, planche VII et 12, planche VIII, représentent les coupes longitudinales des entre-nœuds d'âge différent, exactement copiées au même grossissement que les coupes transversales précédentes. La figure 11 appartient au quatrième entre-nœud et montre des tissus à peu près du même âge que sur la figure 6. On y voit que les cellules de l'anneau formatif, excepté les plus extérieures (*g*), sont presque de la même longueur que les cellules du méristème fondamental, voisines de l'anneau formatif de son côté intérieur (*m*), et ce n'est que leur largeur qui s'accroît graduellement dans cette direction. Enfin, la rangée de cellules du méristème fondamental, immédiatement contiguë à l'anneau formatif (*p*), vient de se cloisonner longitudinalement, évidemment pour se joindre à son tour à l'anneau formatif. La figure 12 est prise du sixième au septième entre-nœud, et les tissus y sont un peu plus âgés que ceux de la figure 8. Le caractère de l'anneau formatif est généralement le même que dans la figure 11, et ses éléments s'élargissent vers son bord inté-

rieur tout à fait graduellement. Leur longueur, au contraire, s'accroît aussi graduellement vers le bord extérieur du faisceau desmogène, qui paraît avoir différencié déjà les fibres de la gaine future (*g*). Dans l'étroite et longue cellule (*c*), on peut supposer la future trachée, tandis que les larges cellules au bord même de la figure (*m*), qui ont commencé à se cloisonner transversalement, laissent reconnaître déjà assez distinctement le caractère du tissu médullaire différencié.

Ainsi, les coupes longitudinales suffisamment nettes ne font que confirmer que, durant toute la période de développement, l'anneau formatif n'est pas une couche autonome, mais plutôt l'assise extérieure du méristème central, dans lequel son tissu passe tout imperceptiblement. Les figures de M. Flot, destinées à prouver le contraire, sont en partie sûrement schématiques (Pl. III, fig. 6, 7), et en partie appartiennent à des entre-nœuds déjà très vieux (comme toutes les figures de la planche VI). Toutes les figures, en effet, y montrent déjà des vaisseaux ligneux, qui dans les entre-nœuds jeunes ne s'observent que bien rarement.

Datura arborea. — La transition de l'anneau formatif au méristème central de la tige, comme le montre la fig. 13, planche VIII, est tout à fait graduelle, à cause des cloisonnements énergiques dans les couches voisines de ce méristème, bien que ces cloisonnements se continuent ici longtemps dans tout le reste du méristème de la tige. Vers l'époque où les faisceaux internes commencent à s'ébaucher, ce qui chez le *Datura arborea* a lieu de très bonne heure, le méristème, sur la limite intérieure de l'anneau formatif, demeure encore très actif. Les tubes criblés intérieurs se différencient ordinairement dans le méristème de l'anneau formatif à cellules plus étroites, mais quelquefois aussi immédiatement dans les cellules voisines, quoique plus larges, mais qui gardent évidemment le même caractère physiologique. Dans ses portions destinées à former les parties supérieures des faisceaux foliaires, l'anneau formatif s'élargit considérable-

ment en formant des saillies vers le centre de la tige. Dans ces portions de l'anneau, les faisceaux internes sont disposés en plusieurs rangées. Dans la suite, les cellules de parenchyme qui les séparent, en se cloisonnant et en grossissant, écartent ces faisceaux les uns des autres (fig. 14), et reçoivent définitivement le caractère de cellules de la moelle. Les faisceaux libériens semblent alors être enfoncés dans la moelle.

Cestrum aurantiacum. — L'anneau formatif, étroit au début et qui se forme dans une couche très profonde sous l'épiderme, a un aspect assez particulier, car les cellules en sont disposées en rangées radiales très régulières, à cause de leurs cloisonnements dans la direction presque exclusivement tangentielle. Son passage sur le bord intérieur est tout à fait graduel, d'autant plus que les cellules voisines du méristème fondamental se cloisonnent aussi principalement dans le sens tangentiel. Dans les portions où se forment les premiers faisceaux foliaires, l'anneau formatif offre des saillies considérables vers l'intérieur de la tige. Les premières trachées se différencient assez profondément dans le tissu de l'anneau formatif, après quoi, dans la couche qui les couvre, les cloisonnements continuent encore, et enfin, il se forme ici les faisceaux libériens internes. Dans les portions intermédiaires, l'anneau formatif s'élargit moins et les faisceaux internes s'ébauchent ici avant la différenciation des vaisseaux ligneux primaires.

APOCYNACÉES.

Nerium Oleander. — L'anneau formatif, au début indistinctement délimité des deux côtés, revêt bientôt à l'extérieur un contour net, tandis que sa limite intérieure demeure vague durant toute l'époque du développement des tissus, bien que son aspect dans ses diverses portions puisse être inégal. Le tissu de l'anneau formatif, tantôt passe sur le côté intérieur bien graduellement, tantôt l'on voit ici une

limite assez bien marquée, comme le montrent les figures 16 et 17, appartenant à la même coupe transversale de la tige. Mais l'anneau formatif continuant à s'élargir sur son côté intérieur aux dépens des cellules voisines du méristème fondamental, le mode de sa délimitation n'est qu'un phénomène temporaire, qui dépend, comme il a été dit plus haut, du degré de la régularité avec laquelle les cloisonnements s'étendent sur les couches toujours plus profondes. Comme chez le *Lycium europæum*, la première trachée paraît ici tantôt couverte en dedans par une ou deux cellules étroites de l'anneau formatif, tantôt on la voit délimitée par une cellule qui ne diffère pas du reste du méristème central de la tige (fig. 16, 17). Mais en ce dernier cas, les cellules contiguës au vaisseau nouvellement différencié se cloisonnent aussitôt, en élargissant de cette manière l'anneau formatif.

Dans les portions où les vaisseaux ligneux des faisceaux foliaires se différencient de bonne heure (dans le premier entre-nœud après la sortie des faisceaux de la feuille), les faisceaux libériens intérieurs se forment beaucoup plus tard que les premiers. A la date de leur formation, les vaisseaux ligneux sont déjà couverts par une couche plus ou moins épaisse du méristème de l'anneau formatif, sur le bord intérieur duquel commencent, dans des cellules séparées, les cloisonnements donnant naissance aux faisceaux libériens (fig. 18, côté droit). Mais dans le deuxième entre-nœud, où le bois des faisceaux foliaires ne se différencie que tard, les faisceaux libériens internes se forment considérablement plus tôt que ce dernier, quoique ordinairement aussi dans la couche interne du typique anneau formatif (comme on le voit sur le côté gauche de la figure 19). Après que les faisceaux internes se sont ébauchés, leurs cellules continuent encore quelque temps à se cloisonner ; ces faisceaux revêtent la forme de groupes isolés de cellules étroites, qui, grâce à la dilatation du parenchyme neutre qui les sépare, s'avancent considérablement dans la moelle (fig. 20). Le parenchyme qui sépare ces faisceaux intérieurs

des faisceaux vasculaires normaux, et qui est provenu aussi de l'anneau formatif, dans la tige développée, diffère toujours du parenchyme de la moelle par ses cellules beaucoup plus étroites (1).

(1) Le Laurier-Rose présente une particularité intéressante dans le mode de développement de la gaine extérieure des faisceaux vasculaires normaux. Cette gaine est composée de fibres à structure caractéristique bien connue, formant dans la coupe transversale des groupes séparés de forme ovale. Ces groupes forment le plus souvent deux rangées concentriques irrégulières, étant séparés par un parenchyme à l'aspect du parenchyme de l'écorce. Au début de la différenciation des éléments stables dans les faisceaux desmogènes, près de leur bord extérieur paraît, en premier lieu, un petit groupe d'éléments étroits avec parois épaissies non lignifiées, qui, chez toutes les plantes, autant qu'on sache, sont les tubes criblés primaires. Je n'ai pas examiné immédiatement la structure de ces éléments chez le *Nerium Oleander*; mais une parfaite analogie dans leur aspect, la date et le lieu de leur formation avec les tubes criblés primaires des autres plantes ne laisse presque pas de doute sur la même nature de ces éléments. Les cellules du méristème qui entourent immédiatement un tel faisceau des tubes criblés, continuent à se cloisonner en s'élargissant dans le sens plus ou moins tangentiel à ce faisceau, de manière qu'il se forme bientôt un groupe ovale, bien individualisé, de méristème au milieu duquel se trouvent les tubes criblés primaires. La figure 15 représente un tel stade de développement. Ensuite les cellules du faisceau desmogène qui entourent ledit groupe de son côté intérieur commencent à se dilater rapidement, à cause de quoi le groupe composé des tubes criblés et des cellules étroites qui les accompagnent est pour ainsi dire expulsé du faisceau desmogène et s'avance dans l'écorce, comme l'indique la figure 18 *a*. Le premier temps après cela le faisceau desmogène, qui en cet endroit a considérablement diminué, paraît de nouveau privé de tubes criblés. Mais bientôt après ces derniers se différencient encore une fois en groupes isolés et toujours sur le bord extérieur de la partie restante du faisceau desmogène (fig. 18 *a* et 19). Dans les groupes expulsés des faisceaux desmogènes, les cellules à parois minces commencent à s'élargir en comprimant graduellement les tubes criblés entremêlés, qu'elles résorbent définitivement pour revêtir enfin elles-mêmes la structure de fibres épaissies qui forment les groupes connus. Plus tard les tubes criblés de nouvelle formation, avec les cellules à parois minces qui les entourent, sont sujets à la même métamorphose en formant la deuxième rangée des faisceaux fibreux de la gaine. Mais la métamorphose de ces groupes internes n'a lieu qu'assez tard et, à l'époque où le cambium des faisceaux vasculaires commence à fonctionner, les tubes criblés de ces groupes intérieurs gardent encore leur aspect normal et demeurent apparemment actifs, mais ensuite seront aussi résorbés par les éléments qui les entourent. Enfin, les groupes de liber de la dernière formation ne subissent pas une telle métamorphose, ou seulement en partie. Avec cela, il arrive souvent que la partie extérieure d'un tel groupe se transforme en groupe fibreux, tandis que la partie intérieure garde son aspect normal. Ainsi le Laurier-Rose présente, à ma connaissance, l'unique cas où la gaine externe des faisceaux fibro-vasculaires provient réellement du tissu du phloème.

Vinca minor. — La transition de l'anneau formatif sur son bord intérieur est ordinairement plus soudaine que dans les cas précédents, sans qu'il y ait toutefois à apercevoir une limite nette, et c'est parce que les cellules voisines du méristème fondamental se joignent peu à peu au tissu de l'anneau formatif (comme il est à voir sur le côté gauche de la figure 22). Les premières trachées sont ordinairement couvertes par une rangée de cellules étroites (fig. 22) ; mais, vers l'époque de la naissance des faisceaux internes, l'anneau formatif s'est élargi considérablement et sa couche intérieure sert maintenant de siège pour les nouvelles formations (fig. 23). Dans les positions intermédiaires, où les vaisseaux ligneux ne se différencient que tard, les faisceaux intérieurs libériens prennent naissance immédiatement dans le tissu du bord intérieur de l'anneau formatif compact (1).

RUBIACÉES.

Plectronia ventosa. — Chez les plantes de la famille des Rubiacées, la présence des faisceaux internes n'était pas jusqu'ici connue. En effet, chez les représentants de quelques genres exotiques de cette famille que j'ai examinés, tels que le *Coprosma acerosa*, le *Chiococca racemosa*, le *Rondeletia speciosa*, le *Pavetta odorata*, le *Posoqueria longiflora* et le *Coffea arabica*, de pareilles formations font parfaitement défaut. Mais chez l'arbrisseau que l'on cultive dans les serres du jardin botanique de Kieff sous le nom de *Plectronia ventosa*, la structure de la tige ressemble à celle de *Solanacées*, *Apocynacées*, etc.

Au début, l'anneau formatif n'a aucune limite définie, non seulement sur son bord intérieur, mais aussi sur son bord

(1) Chez le *Vinca minor*, les cellules du méristème entourant les groupes des tubes criblés primaires s'élargissent aussi fortement, comme cela est à voir sur la figure 23. Mais les groupes des fibres épaissies, disposées en une seule rangée et formant la gaine externe des faisceaux vasculaires, semblent provenir ici des cellules les plus extérieures des faisceaux desmogènes, où les tubes criblés ne se forment pas.

opposé, les cellules de l'écorce primaire se cloisonnant de même assez énergiquement dans toutes les directions (fig. 24). Mais bientôt les cloisonnements se ralentissent ici, et encore avant la différenciation des tubes criblés, l'anneau formatif à cellules étroites paraît très nettement délimité vis-à-vis de l'écorce (comme l'indique la figure 25). Quant à la limite intérieure de l'anneau formatif, il peut offrir dans ses diverses portions un caractère différent, quoique le plus souvent son passage de ce côté au méristème fondamental soit tout à fait graduel. Une telle délimitation inégale offre la limite intérieure de l'anneau formatif encore à l'époque de la différenciation des premières trachées. Ces dernières, lors de leur apparition sont tantôt couvertes, ne fût-ce que par une rangée de cellules étroites (fig. 26), tantôt, au contraire, sont délimitées par des cellules qui par leurs dimensions n'ont déjà plus le caractère du méristème de l'anneau formatif (fig. 27). Quoi qu'il en soit, l'apparition de vaisseaux ligneux semble exciter ici de même l'activité des cellules voisines, qui se cloisonnent aussitôt, ordinairement dans le sens tangentiel par rapport aux vaisseaux ligneux. De cette manière, graduellement, les vaisseaux ligneux se couvrent d'une couche plus épaisse du méristème de l'anneau formatif (fig. 28, Pl. IX), quoique parfois cela ne s'accomplisse au contraire qu'assez tard (fig. 29). Chez cette plante, la naissance des faisceaux internes a lieu plus tard que dans celles décrites précédemment, mais toujours plus ou moins simultanément dans tout le pourtour. Vis-à-vis des faisceaux appartenant à la feuille du même entre-nœud, les faisceaux internes ne commencent à se différencier qu'à l'époque où les faisceaux vasculaires normaux ont formé déjà quelques vaisseaux ligneux (fig. 29 et 30). Mais dans la partie la plus inférieure des faisceaux foliaires, leur bois se différencie, au contraire, après l'apparition des faisceaux internes libériens (le côté gauche de la figure 30). En ce qui concerne le lieu de formation des faisceaux intérieurs, il est à remarquer que, le plus souvent, ils se forment dans la couche la plus inté-

rieure de l'anneau formatif typique (comme cela est à voir sur le côté gauche de la figure 30). Mais, parfois, ils naissent au contraire dans l'assise contiguë aux cellules beaucoup plus larges, qui dans ce but commencent maintenant à se cloisonner (fig. 30, *a*). Mais, comme il a été dit plus haut, l'élargissement de l'anneau formatif s'accomplit généralement, dans les stades ultérieurs, d'une manière inégale et quelquefois très tard (fig. 29). D'autre part, si, dans la majorité des cas, les faisceaux internes prennent naissance dans le typique anneau formatif, il n'y a point de raison d'attribuer un autre caractère aux cellules voisines plus larges, où les cloisonnements dans le même but ne font que retarder.

CONVOLVULACÉES.

Operculina tuberosa. — Cette plante offre un exemple typique de ce que, jusqu'aux stades de développement les plus avancés, une limite histologique entre le tissu de l'anneau formatif et celui de la moelle fait parfaitement défaut. La figure 31, planche IX, représente un stade assez avancé, où le bord extérieur de l'anneau formatif est très nettement délimité et où les vaisseaux ligneux primaires se sont déjà formés, tandis que le passage de l'anneau formatif sur son côté intérieur est toujours tout à fait imperceptible. Les premières trachées se différencient de manière qu'en dedans d'elles il reste encore une zone assez large, à cellules étroites, dans laquelle les cloisonnements continuent. Mais graduellement la limite entre cette zone et la moelle future devient toujours plus nette. Ce n'est qu'après que cette limite est devenue assez distincte, que, sur le bord intérieur d'un large anneau formatif, se différencient les premiers tubes criblés des faisceaux internes (fig. 32). Ainsi, la formation des faisceaux internes n'a eu lieu qu'assez tard, après que les faisceaux normaux ont déjà formé quelques vaisseaux ligneux.

Convolvulus arvensis. — Au temps où les vaisseaux

ligneux commencent à se différencier, l'anneau formatif est déjà délimité ordinairement sur son côté intérieur assez distinctement, mais les premières trachées se forment sous une assise de deux à trois rangées de cellules étroites, qui les couvrent du côté de la moelle. Dans ces cellules,les cloisonnements continuent toujours, ce qui fait que devant les faisceaux foliaires l'anneau formatif forme des saillies, avancées plus ou moins dans la moelle. Sur le bord intérieur de ces saillies, se différencient les tubes criblés des faisceaux internes. Dans les intervalles, où le bois des faisceaux vasculaires normaux ne forme plus de vaisseaux spiraux, les faisceaux internes ne se forment pas non plus, ou bien rarement.

CAMPANULACÉES.

Campanula lamiifolia. — Dans l'anneau normal des faisceaux vasculaires sont marquées plus ou moins distinctement trois portions, où les faisceaux, pourvus de nombreux vaisseaux spiraux, appartiennent évidemment aux plus proches feuilles. Vis-à-vis de ces régions, les faisceaux internes font parfaitement défaut. Ces faisceaux ne sont disposés que dans les régions où les faisceaux normaux n'ont point ou n'ont que très peu de vaisseaux spiraux. Ici, les faisceaux internes, disposés tout près l'un de l'autre, forment trois groupes en forme de rubans, dont chacun occupe à peu près un tiers de circonférence. Ces groupes sont séparés de l'anneau normal des faisceaux vasculaires par une couche de quatre ou cinq rangées des cellules de parenchyme, qui ne diffèrent du parenchyme médullaire que par leur moindre largeur. Dans la suite, sur le bord extérieur de ces groupes, se forme une assise cambiale continue, laquelle produit du liber secondaire et quelquefois aussi du bois secondaire.

L'anneau formatif est d'abord très étroit, mais du côté de l'écorce il reçoit de bonne heure une limite bien nette, tandis que sur son bord intérieur il passe dans le méristème

central de la tige bien graduellement (fig. 33). Peu à peu l'anneau formatif acquiert une largeur considérable, tandis que la limite intérieure demeure toujours vague. Pourtant, dans le stade ultérieur, il se laisse distinguer plus ou moins nettement dans l'anneau formatif une zone interne, dont les cellules par leurs dimensions offrent une transition plus ou moins graduelle au méristème central, dont elles se distinguent toujours par l'absence des méats intercellulaires (fig. 34). La formation d'une telle zone transitoire n'est pas une particularité propre à la plante en question. Beaucoup de figures citées jusqu'ici (les figures 5, 6, 10, 14, 19) laissent voir que, dans la majorité des cas, les cellules qui forment la zone intérieure de l'anneau formatif s'élargissent graduellement vers la moelle — phénomène qui indique justement que, dans cette direction, l'activité du méristème de l'anneau formatif ne s'affaiblit que bien graduellement. Chez les *Campanula*, cette zone transitoire ne devient plus nette qu'à cause de sa plus grande largeur, ce qui dépend à son tour de ce que dans le cas présent l'activité s'étend sur les couches plus profondes qu'ailleurs et s'affaiblit dans ces couches plus subitement. Mais ici, comme ailleurs, une limite nette entre les diverses couches du méristème ne se laisse tracer en aucun stade du développement. Les vaisseaux ligneux chez le *Campanula lamiifolia* commencent à se différencier à peu près sur la limite extérieure de cette zone transitoire. Bientôt après la formation des premiers vaisseaux ligneux dans les portions de l'anneau formatif qui appartiennent aux feuilles plus éloignées, les cellules séparées de la couche intérieure de la zone transitoire commencent à se cloisonner pour donner naissance aux faisceaux libériens internes (fig. 34). Les cellules de la couche extérieure de la même zone prennent dans la suite la forme de parenchyme bien semblable à celui de la moelle, et qui sépare définitivement les faisceaux internes de l'anneau des faisceaux normaux.

Les *Campanula latifolia* et *C. cervicaria* forment leurs

faisceaux intérieurs essentiellement de la même manière. Cependant. chez la dernière de ces espèces, l'activité du méristème dans la zone transitoire est encore plus lente. Au temps où les trachées commencent à se différencier, cette zone se distingue ici très nettement de la zone externe de l'anneau formatif et ses cellules par leurs dimensions ne diffèrent parfois presque pas du parenchyme central de la tige. Mais toujours cette zone est histologiquement distincte de ce dernier parce que les méats intercellulaires, qui dans la moelle future apparaissent de très bonne heure, y manquent encore complètement. La formation des faisceaux internes ne commence qu'assez tard, mais à cette date le méristème de la zone transitoire, gardant son caractère d'autrefois, se distingue encore plus nettement de la moelle contiguë. Les faisceaux internes prennent naissance dans un petit groupe de deux à trois cellules, qui dans ce but se cloisonnent dans tous les sens, tandis que les cellules qui les entourent se cloisonnent aussi de temps en temps et principalement dans le sens tangentiel par rapport au faisceau futur (fig. 35).

Les espèces de *Campanula* que je viens de décrire et surtout le *Campanula cervicaria* présentent un cas extrême, qui, plus que tous les autres que je connais, pourrait donner lieu à distinguer la limite de la moelle avant la formation des faisceaux intérieurs et à affirmer que ces derniers prennent naissance dans le tissu de la moelle. Mais si l'on suit le développement chez diverses autres plantes, on arrive à la conviction que les Campanules ne sont sous ce rapport qu'analogues aux autres. Si la couche intérieure de l'anneau formatif diffère ici plus nettement qu'ailleurs de son assise extérieure, elle diffère aussi du tissu de la moelle future, moins peut-être par la largeur des cellules que par le manque de méats intercellulaires, — ce qui caractérise un méristème plus actif. — D'après ce que présentent les espèces de *Campanula* que j'ai étudiées, où la zone de méristème formant les faisceaux intérieurs diffère toujours

plus ou moins du tissu de la moelle future, il se peut qu'il y ait des plantes, chez lesquelles les faisceaux intérieurs se forment dans un tissu doué de tous les caractères de la moelle.

Ce ne serait qu'un cas particulier de cette loi générale à laquelle on arrive par l'étude des phénomènes de développement des faisceaux, savoir, que la zone où ils sont formés, par rapport à ses propriétés histogéniques, n'a du côté de la moelle aucune limite définie et qu'ainsi tout le cylindre central de la tige est capable de donner naissance aux productions analogues. Si, dans les cas ordinaires, la zone de méristème destinée à produire les faisceaux fibro-vasculaires présente chez les Dicotylédones un anneau complet qui se distingue par sa vive activité, dans certains cas, cette activité ne se manifeste que dans des groupes séparés du méristème (chez les Cucurbitacées, le *Clematis Vitalba*), qui en outre peuvent être rapprochés tantôt plus tantôt moins du centre de la tige. D'autre part, on connaît effectivement des plantes, telles que beaucoup des Mélastomacées et, d'après mes observations, aussi le *Gentiana cruciata*, où dans toute la moelle des cellules séparées sont capables de produire des faisceaux libériens ou même des faisceaux fibro-vasculaires complets.

Les espèces de *Campanula* que j'ai étudiées montrent encore une particularité dans la manière de former la gaine extérieure des faisceaux vasculaires normaux. Vers l'époque où dans ces faisceaux se différencient les premiers tubes criblés, la limite extérieure de l'anneau formatif est déjà bien nette, ce qui fait voir que très souvent les tubes criblés extrêmes sont immédiatement voisins des cellules de l'écorce. Mais bientôt après, la rangée des cellules de l'écorce contiguë à l'anneau formatif commence à se cloisonner, au début dans le sens tangentiel et ensuite aussi en d'autres sens, de manière que le liber primaire se couvre peu à peu d'une couche de deux à trois rangées de cellules, qui forment plus tard une gaine fasciculaire entourant l'anneau des faisceaux vasculaires. Ainsi, chez les Campanules, la

gaine extérieure des faisceaux normaux se forme non de l'anneau formatif comme d'ordinaire, mais des cellules voisines de l'écorce. Une semblable origine de la gaine endodermique, qui provient aussi des cellules internes de l'écorce, a été constatée par M. Vöchting pour les tiges des Mélastomacées (*loc. cit.*, p. 35 et 46).

MYRTACÉES.

Eucalyptus Globulus. — Avant la différenciation des premiers vaisseaux ligneux, l'anneau formatif est déjà quelquefois délimité assez nettement du côté intérieur, mais les trachées ne se forment presque jamais sur le bord même, étant ordinairement couvertes par une et moins souvent par deux cellules étroites. Dans ces cellules intérieures de l'anneau formatif, les cloisonnements continuent, la couche qui couvre les vaisseaux ligneux devient par cela toujours plus épaisse, pour donner enfin naissance aux faisceaux internes. Ainsi, la particularité de cette plante c'est que, dès les stades les plus jeunes, la limite intérieure de l'anneau formatif est déjà marquée plus ou moins nettement et son élargissement ultérieur aux dépens des cellules voisines du méristème central n'a presque pas lieu.

Eucalyptus piperita. — La limite intérieure de l'anneau formatif est généralement moins nette que chez l'espèce précédente, mais dans diverses portions de la circonférence elle peut être bien inégale. Les premiers vaisseaux ligneux sont tantôt couverts par une à deux cellules plus étroites, tantôt délimités du côté intérieur par une cellule large, comme dans la figure 36. En ce dernier cas, cette cellule se cloisonne aussitôt dans une direction plus ou moins tangentielle par rapport au vaisseau ligneux (fig. 37). Les cloisonnements ultérieurs continuent principalement dans l'assise des cellules étroites qui couvrent maintenant les vaisseaux ligneux, en donnant naissance à une couche de méristème où se forment enfin les faisceaux libériens. Chez les *Eucalyptus*, l'activité du mé-

ristème fondamental dans les couches voisines de l'anneau formatif étant très faibles, vers l'époque de la naissance des faisceaux intérieurs la moelle a déjà complètement le caractère d'un tissu stable (fig. 38).

COMBRÉTACÉES.

Quisqualis indica. — L'anneau formatif, qui surgit très près sous la périphérie de la tige, passe sur son bord intérieur très graduellement. Après la différenciation des premières trachées, on y voit bien marquée une zone transitoire assez large, qui se laisse maintenant mieux distinguer grâce aux vaisseaux ligneux situés à peu près sur le bord extérieur de cette zone (fig. 39). Dans cette dernière, les cloisonnements continuent toujours assez énergiquement, ce qui fait que cette zone se délimite de plus en plus nettement vis-à-vis de la moelle, tandis que l'anneau formatif devient plus uniforme dans toute son épaisseur. La naissance des faisceaux internes a lieu dans les diverses portions de l'anneau formatif à des époques bien différentes. Dans les régions qui correspondent aux parties plus inférieures des faisceaux foliaires (ordinairement des deux côtés opposés de la tige), les faisceaux intérieurs prennent naissance presque simultanément ou même avant l'apparition des vaisseaux ligneux (fig. 40). Dans les régions intermédiaires où les faisceaux normaux forment des trachées étroites, la différenciation des faisceaux internes leur est bien postérieure. Parfois, avant la formation des tubes criblés, dans la couche qui couvre le bois des faisceaux, commence à se former le cambium des futurs faisceaux intérieurs. En général, chez le *Quisqualis*, le cambium unilatéral des faisceaux intérieurs commence à se former toujours de très bonne heure, tout après, ou comme je viens de le dire, même avant la différenciation des tubes criblés primaires et conflue bientôt en anneau complet.

Toutes les plantes, dont j'ai décrit le développement jusqu'ici, appartiennent par leur structure au même type, savoir celui où les faisceaux internes (excepté quelques espèces de Campanules) sont incomplets et ne montrent dans leur disposition aucun rapport avec la disposition des faisceaux normaux. De plantes de ce type, j'ai étudié encore les *Hoya carnosa*, *Gentiana cruciata* et *G. septemfida*, *Nesæa myrtifolia*, chez lesquelles le développement des faisceaux internes s'opère de la même manière que chez les précédentes. A présent, j'exposerai le mode de développement des faisceaux intérieurs chez des plantes où ces faisceaux, en étant complets pour la plupart, sont disposés chacun devant un faisceau de l'anneau normal, avec lequel il est d'ordinaire lié histologiquement. De ce type de structure, les Cucurbitacées, le *Rumex crispus* et l'*Aralia racemosa* nous serviront de représentants.

CUCURBITACÉES.

Bryonia alba. — Comme on sait, chez les Cucurbitacées, l'anneau formatif manque, et c'est au milieu du méristème primitif homogène que commencent à se former directement les faisceaux desmogènes (1). Dans les angles saillants de la tige de *Bryonia*, ces faisceaux naissent très près sous l'épiderme. Les autres, situés dans les intervalles entre les premiers, sont, au contraire, profondément enfoncés dans le tissu de la tige et séparés de l'épiderme par six à sept rangées de cellules de l'écorce primaire. Comme le montre la figure 41, les cellules des faisceaux desmogènes par leur largeur diffèrent asez peu du méristème fondamental et au début les limites de toutes parts en sont complètement vagues. Les premiers tubes criblés se différencient de très bonne heure, mais vers ce temps les faisceaux desmogènes situés profondément apparaissent déjà souvent du côté de la moelle délimités

(1) J'ai rencontré aussi la même particularité dans les points végétatifs du *Clematis Vitalba*.

assez distinctement, quoiqu'il soit toujours facile de trouver des cellules voisines du méristème fondamental, qui en se cloisonnant s'unissent de ce côté aux faisceaux desmogènes. Quant aux faisceaux desmogènes extérieurs (situés dans les angles de la tige), leur limite du côté de la moelle jusqu'à l'époque la plus avancée demeure complètement vague (fig. 42, Pl. X).

Il est intéressant de suivre le mode de développement de cette gaine circulaire sclérenchymateuse, qui chez plusieurs Cucurbitacées se trouve près de la surface de la tige, parce que l'origine de cette gaine dans ses diverses portions n'est pas la même. Dans la figure 41, le faisceau desmogène *a* se forme très près sous l'épiderme, dont il n'est séparé que par deux rangées de cellules du méristème. Dans le faisceau correspondant *b*, mais avancé beaucoup plus, les premiers tubes criblés, qui se sont déjà formés ici, se trouvent plongés assez profondément dans le tissu du faisceau desmogène. Néanmoins, plus tard, ces tubes criblés se trouvent situés presque sur le bord extérieur du faisceau desmogène (fig. 42). Cela vient de ce que l'assise interne du tissu qui couvre les tubes criblés en dehors, en se dilatant, se transforme en gros parenchyme qui sépare plus tard le faisceau de la gaine sclérenchymateuse, tandis que l'assise externe de ce tissu, en continuant encore longtemps à se cloisonner, donne naissance à cette gaine elle-même. En partant de ces points, les cloisonnements se propagent rapidement dans l'assise correspondante du méristème de l'écorce entre les angles saillants de la tige, et la gaine se ferme en anneau complet. De cette manière, les portions de la gaine situées au-dessus des faisceaux extérieurs se forment de la partie extérieure des faisceaux desmogènes correspondants, tandis que les portions intermédiaires se forment immédiatement dans le méristème de l'écorce, sans aucun rapport avec les faisceaux situés plus profondément, — comme on le voit en comparant les figures 41 et 42.

Chez le *Bryonia alba*, les premières trachées se différen-

cient de manière qu'elles sont couvertes du côté de la moelle au moins par une seule rangée de cellules plus étroites (fig. 42). Dans les faisceaux desmogènes situés plus profondément et qui, comme il a été dit plus haut, sont ordinairement délimités sur leur bord intérieur plus nettement, leur accroissement ultérieur sur ce bord dépend principalement du cloisonnement des cellules qui couvrent les trachées; ce n'est que de temps à autre que quelques cellules du méristème fondamental s'y joignent aussi. Dans les faisceaux desmogènes extérieurs, la limite du côté de la moelle demeure complètement vague, même après la différenciation des premiers vaisseaux ligneux (fig. 42), et les cloisonnements dans l'assise qui couvre ces vaisseaux continuent toujours. Les vaisseaux ligneux primaires sont donc peu à peu couverts du côté de la moelle future par une couche toujours plus épaisse de méristème à cellules étroites, dont l'origine est essentiellement la même que dans la partie antérieurement formée du faisceau desmogène. Cet accroissement des faisceaux desmogènes du côté de la moelle, tant par les cloisonnements de ces propres cellules que par la jonction graduelle des cellules voisines du méristème fondamental, dure assez longtemps. Même dans un stade aussi avancé que nous le voyons dans la figure 43, la délimitation du faisceau desmogène sur le bord intérieur n est pas partout également nette, car souvent les cellules du bord sont de largeur moyenne, mais continuent encore à se cloisonner pour revêtir définitivement le caractère de tissu du faisceau desmogène.

L'extrémité intérieure d'un tel faisceau desmogène est destinée à former le faisceau vasculaire interne. Cependant, contrairement à ce qu'affirme M. Hérail (*loc. cit.*) pour le *Bryonia dioica*, où la différenciation du liber interne ainsi qu'externe s'opère d'après lui simultanément, chez le *Bryonia alba* la différenciation des premiers tubes criblés dans les faisceaux internes n'a lieu que très tard. Dans la figure 43, où le faisceau normal commence déjà à former du bois

secondaire, le faisceau intérieur est encore privé complètement des tubes criblés différenciés, qui dans les points végétatifs de cette récolte ne paraissaient qu'à une distance de 4-5 millimètres de l'extrémité du sommet. Il est cependant à remarquer que chez la même plante les périodes de développement peuvent se raccourcir et pour cela aussi se rapprocher, ce qui dépend apparemment des conditions plus ou moins favorables de la végétation. Je possède moi-même des préparations d'autrefois de *Bryonia alba*, où dans les faisceaux intérieurs les tubes criblés se différenciaient beaucoup plus tôt.

Chez les *Rhynchocarpa dissecta* et *R. africana*, la formation des faisceaux vasculaires internes s'opère tout à fait de la même manière. Je regrette de n'avoir pas pu suivre dans ces faisceaux la première apparition du bois, qui du reste paraît être ici exclusivement d'origine secondaire.

ARALIACÉES.

Aralia racemosa. — Les faisceaux fibro-vasculaires normaux forment un anneau régulier, étant séparés l'un de l'autre par de larges rayons interfasciculaires. A peu près un tiers ou un quart de ces faisceaux, ordinairement les plus vigoureux d'entre eux, ont chacun vis-à-vis de leur bois un faisceau interne tournant son bois en dehors. Le bord intérieur de chaque faisceau normal est entouré d'une gaine sclérenchymateuse, allongée dans la direction radiale, c'est-à-dire vers le faisceau intérieur opposé, que çà et là elle touche immédiatement. Mais ordinairement sur le prolongement de ladite gaine se trouve le parenchyme ordinaire, qui diffère pourtant quelque peu du parenchyme fondamental et qui complète la bande unissant le faisceau vasculaire normal au faisceau intérieur opposé. Généralement les faisceaux intérieurs les plus vigoureux sont en même temps les plus éloignés des faisceaux normaux. D'autre part, on rencontre quelquefois des faisceaux très faibles, composés uniquement de liber

et qui sont rapprochés alors de l'extrémité même du faisceau vasculaire normal. Comme l'a trouvé M. Weiss pour l'*Aralia edulis*, à structure de la tige analogue (1), les faisceaux internes chez l'*Aralia racemosa* représentent aussi les parties inférieures des faisceaux foliaires, qui dans les nœuds sont comme expulsés de l'anneau normal par les faisceaux nouveaux qui y entrent, après quoi, en tournant le bois en dehors, ils se mettent vis-à-vis des faisceaux séparés de l'anneau normal. Au-dessus du niveau où la trace foliaire entre dans la tige, les faisceaux internes forment un réseau d'anastomoses, dans lesquelles les faisceaux de l'anneau normal ne prennent point part. D'un pareil réseau sortent en bas de nombreux faisceaux, qui en partie occupent leur position d'autrefois et en partie confluent avec les faisceaux internes nouveaux. Il en est à voir, que les faisceaux internes n'étant autre chose que les mêmes faisceaux foliaires, forment dans la tige un système à part.

L'anneau formatif chez l'*Aralia racemosa* n'est marqué que bien faiblement, étant formé de cellules assez larges. Sous ce rapport, on y saurait voir une certaine transition vers les Cucurbitacées et le *Clematis Vitalba*, avec lesquels l'*Aralia* a cela de commun dans sa structure, que les faisceaux vasculaires de l'anneau normal sont ici de même isolés par de larges rayons interfasciculaires. Il est donc possible, que chez des plantes à structure analogue, le manque de l'anneau formatif typique va offrir un phénomène plus répandu.

Les faisceaux desmogènes, qui naissent au début dans l'anneau formatif, présentent des groupes nettement marqués du méristème à cellules étroites, qui par leur aspect caractéristique rappellent vivement les jeunes faisceaux desmogènes de quelques Monocotylédones, comme il est à voir sur la figure 44, planche X. Un tel aspect des faisceaux demogènes doit dépendre de ce que leur formation commence

(1) *Botan. Centralbl.*, Bd. XV, p. 291.

dans un petit groupe des cellules, tandis que les cellules qui les entourent au début n'y participent point. Beaucoup plus tard, dans les larges espaces interfasciculaires a lieu la formation des nouveaux faisceaux desmogènes. Mais ces derniers, dès leur première apparition, présentent un autre aspect, et leur tissu passe graduellement à celui de l'anneau formatif. Ce n'est, du reste, que dans les stades les plus jeunes que les faisceaux desmogènes, formés les premiers, sont délimités si nettement. Bientôt les cellules qui les entourent commencent à se cloisonner, et les faisceaux desmogènes prennent l'aspect habituel pour les Dicotylédones.

Les premières trachées se différencient toujours dans les assises assez profondes du faisceau desmogène, en restant couvertes par deux ou même trois rangées de cellules étroites du faisceau desmogène (fig. 45). Cependant, comme on le voit dans la même figure, le bord intérieur du faisceau desmogène n'a aucune limite définie, et son tissu passe bien graduellement au tissu du méristème fondamental — ce qui dépend encore de la propagation graduelle des cloisonnements sur les assises cellulaires toujours plus profondes.

Cela a lieu plus ou moins dans tous les faisceaux desmogènes, mais chez ceux d'entre eux vis-à-vis desquels doivent se former les faisceaux internes, ce procédé marche beaucoup plus énergiquement, et bientôt ces faisceaux desmogènes se prolongent sur leurs bords intérieurs en appendices plus ou moins longs, avancés dans la moelle (fig. 46). Bientôt cependant, les cloisonnements sont concentrés principalement sur le bout libre d'un tel appendice, au-dessus du canal sécréteur occupant son extrémité même, où se forme dans la suite le faisceau vasculaire interne. Entre ce dernier et le reste du faisceau desmogène, les cloisonnements deviennent peu à peu moins abondants, les cellules grossissent, ce qui fait que le faisceau desmogène interne se délimite à présent nettement du faisceau normal auquel il reste uni par une bande formée de cellules plus

étroites (fig. 47). Dans le faisceau interne, ainsi que dans les faisceaux normaux, avant tout se différencient les éléments du liber, et plus tard, chez beaucoup d'entre eux aussi, les vaisseaux spiraux (fig. 48). Mais chez d'autres, le bois primaire manque, et ils n'ont que le bois secondaire formé plus tard par le cambium.

La formation des faisceaux vasculaires internes a généralement lieu beaucoup plus tard que celle des faisceaux normaux. Comme on le voit dans les figures 47 et 48, les premiers éléments stables ne commencent ici à se différencier que vers l'époque où le faisceau normal correspondant possède de nombreux vaisseaux ligneux, ou même quand il avait déjà commencé à former le bois secondaire.

Lors de la formation des faisceaux vasculaires normaux auxquels manquent les faisceaux internes opposés, l'appendice du faisceau desmogène qui couvre les vaisseaux ligneux forme dans la suite la gaine sclérenchymateuse mentionnée plus haut.

POLYGONACÉES.

Rumex. — Avant d'exposer le mode de développement des faisceaux internes chez les *Rumex*, j'exposerai leur structure et leur course très intéressante dans la tige.

Après que Sanio eut indiqué l'anomalie dans la structure de la tige chez le *Rumex crispus* (1), M. Petersen trouva la même chose chez le *Rumex domesticus* (*loc. cit.*, p. 379), M. Hérail chez quatre autres espèces encore (*loc. cit.*,p. 286), auxquelles, de mon côté, je puis ajouter le *R. confertus*. De toutes les espèces du genre *Rumex* pourvues de faisceaux intérieurs, j'ai étudié plus en détail les *Rumex crispus*, *R. confertus* et *R. domesticus*, et chez toutes ces espèces, j'ai trouvé la structure des faisceaux internes, ainsi que le mode de leur parcours dans la tige, sensiblement les mêmes.

La figure 49 représente une partie de la section transver-

(1) *Bot. Zeitung*, 1865, p. 179.

sale d'un entre-nœud de tige de *R. crispus* faiblement grossie. Les faisceaux de l'anneau normal, dont les deux extrémités sont encadrées de gaines massives sclérenchymateuses, ont des dimensions bien différentes, et les plus massifs d'entre eux sont considérablement allongés dans le sens radial. Environ la moitié de tous les faisceaux de l'anneau et notamment les plus forts d'entre eux sont pourvus de faisceaux internes complètement enfoncés dans le tissu de la gaine. En réalité, le sclérenchyme qui entoure immédiatement les faisceaux intérieurs représente leurs propres gaines, lesquelles, cependant, pour la plupart, se confondent avec les gaines des faisceaux normaux ; mais souvent leur limite reste marquée par une bande de cellules plus larges et moins épaissies, comme cela est à voir dans les faisceaux vasculaires n[os] 1 et 9, *a*.

Chez le *R. domesticus*, les gaines propres des faisceaux vasculaires internes sont presque toujours nettement délimitées des faisceaux normaux. Les plus faibles des faisceaux normaux sont ordinairement pourvus d'un seul faisceau intérieur (fig. 49, les faisceaux n[os] 2, 11, 13, 15). Chez les plus forts, outre le faisceau situé dans l'extrémité même de la gaine, sont placés encore symétriquement de chaque côté de cette gaine deux autres faisceaux intérieurs plus faibles (n[os] 1, 4, 9, 17). Je nommerai les premiers de ces faisceaux internes, « moyens », et les derniers, « latéraux ». Dans la coupe transversale pratiquée au milieu de l'entre-nœud, les faisceaux internes montrent une structure différente et sont tantôt complets, tantôt incomplets. Chez les *R. crispus* et *R. domesticus*, les faisceaux intérieurs moyens sont pour la plupart complets. Mais chez la première des espèces ci-nommées, le bois (primaire et secondaire) n'apparaît que sur le côté tourné vers le faisceau normal, tandis que chez la dernière il se forme aussi sur le côté opposé. Les faisceaux latéraux chez ces espèces sont pour la plupart composés de phloème seul (n[os] 4, 7, 17). Chez le *R. confertus*, au milieu de l'entre-nœud, on ne ren-

contre que les faisceaux intérieurs moyens, qui de plus sont presque toujours composés ici de phloème seul.

Dans le pétiole d'une feuille, les faisceaux internes manquent complètement. En suivant les faisceaux foliaires à leur passage dans la tige, on trouve qu'au niveau où un faisceau foliaire entre dans l'anneau normal, dans sa gaine intérieure apparaît subitement un groupe de phloème, d'abord mince, mais qui grandit rapidement. Parfois un tel faisceau de phloème apparaît primitivement *hors* de la gaine du faisceau normal, étant entouré de sa propre gaine sclérenchymateuse, laquelle cependant s'unit aussitôt à la gaine du faisceau normal (observé chez les *R. confertus* et *R. domesticus*). Chez le *R. confertus*, l'extrémité supérieure du faisceau libérien intérieur se bifurque quelquefois et ses branches, en embrassant le faisceau normal de deux côtés, se joignent à son phloème. Chez les deux autres espèces, on ne trouve rien de semblable, et le bout supérieur du faisceau interne est toujours parfaitement isolé, ce qui est le plus facile à voir chez le *R. domesticus*.

Ainsi, dans leur partie supérieure, les faisceaux internes sont toujours composés de phloème seul, et chez le *R. confertus*, ils conservent ordinairement cette composition tout le long de la tige. Mais chez les deux autres espèces, à quelque distance du bout supérieur, les faisceaux internes forment aussi du bois (primaire et secondaire), qui, vers la partie moyenne d'un tel faisceau, devient toujours plus abondant. Pourtant, ce n'est pas dans le premier entre-nœud que le bois des faisceaux internes atteint le plus grand développement. Dans la figure 49, ce sont les faisceaux n°s 4 et 13 seuls qui appartiennent à la feuille du même entre-nœud, mais l'un d'eux (n° 13) porte un faisceau moyen encore privé de bois, tandis qu'un autre n'en a qu'un faible. Les plus vigoureux des faisceaux moyens appartiennent, au contraire, aux faisceaux vasculaires (n°s 1, 9, 17), qui semblent venir de l'entre-nœud suivant. Mais dans leur cours ultérieur, le bois des faisceaux internes devient de nouveau de plus en plus

faible, disparaît enfin complètement, et les faisceaux internes dans leur partie inférieure sont de nouveau composés de phloème seul. Encore plus loin, un tel faisceau de phloème devient lui-même toujours plus faible, et chez le *R. confertus*, quelquefois aussi chez le *R. crispus*, disparaît enfin dans le tissu de la gaine, sans entrer en connexion avec d'autres faisceaux vasculaires. Chez le *R. domesticus*, je n'ai jamais trouvé de terminaisons inférieures libres, et dans les nœuds les extrémités inférieures des faisceaux libériens s'unissent aux autres faisceaux internes plus forts. En ce qui concerne les faisceaux internes latéraux, ils représentent les branches des faisceaux moyens, qu'ils détachent quelquefois bien près de leur bout supérieur.

Dans les nœuds, les faisceaux intérieurs entrent fréquemment en connexion entre eux, en détachant des branches vigoureuses entourées de gaines sclérenchymateuses, qui forment à la périphérie de la moelle tout un réseau, très épais surtout chez le *R. crispus* et le *R. domesticus*. Chez le *R. confertus*, les faisceaux formant ce réseau sont pourvus de bois assez abondant et détachent des branches qui se dirigent *en haut*. Pourtant, ces branches ne se prolongent qu'à la distance de quelques millimètres, perdent rapidement leur bois et puis leur phloème, pour finir en forme de simples faisceaux de fibres. Chez le *R. crispus* et surtout chez le *R. domesticus*, dans les nœuds, les faisceaux internes anastomosés entre eux forment aussi d'assez fréquentes connexions avec leurs faisceaux vasculaires normaux, avec lesquels, du reste, ils ne s'unissent jamais définitivement. Chez le *R. confertus*, dans les nœuds, les connexions avec les faisceaux normaux n'ont presque point lieu. Au-dessous du nœud, les faisceaux vasculaires, qui ont formé le réseau d'anastomoses, confluent de nouveau avec les faisceaux intérieurs. C'est seulement chez le *R. domesticus* que quelques-uns de ces faisceaux se prolongent dans l'entre-nœud, tantôt en restant isolés, tantôt en formant des groupes de quatre ou six faisceaux soudés ensemble. Chez le *R. confertus*, la com-

position de faisceaux complets n'a que les branches des faisceaux internes formant le réseau dans le nœud; après que ces branches se sont unies de nouveau aux faisceaux intérieurs, ils conservent encore leur bois à une certaine distance dans l'entre-nœud.

M. Weiss, dans ses recherches sur les diverses anomalies de la structure des tiges des Dicotylédones (1), en vint à la conclusion, que les faisceaux vasculaires que l'on rencontre chez beaucoup de plantes en dedans de l'anneau normal sont dans tous les cas les branches ou les parties inférieures des faisceaux foliaires. Il n'a nulle part rencontré de faisceaux véritablement caulinaires. Pourtant, chez les espèces de *Rumex* ci-dessus décrites, les faisceaux internes ont indubitablement un tel caractère. La forme de ces faisceaux est en général celle d'un fuseau. Dans leur partie moyenne, ils sont le plus épais et ici, chez les *R. crispus* et *R. domesticus*, leur composition est celle de faisceaux complets, tandis qu'en approchant des bouts ces faisceaux s'amincissent et sont réduits au phloème seul. Chez le *R. confertus*, beaucoup de ces faisceaux sont dans toute leur étendue parfaitement isolés des faisceaux foliaires, ne formant que des connexions entre eux et se perdant peu à peu sur les deux extrémités. Mais un tel isolement du système intérieur paraît être une circonstance peu favorable à la plante, parce que nous voyons une tendance prononcée à mettre le système intérieur en connexion avec le système des faisceaux foliaires. Chez les *R. crispus* et *R. domesticus*, où le bout supérieur des faisceaux intérieurs se perd toujours isolément, se constituent dans les nœuds des connexions fréquentes des deux systèmes, tandis que le *R. confertus*, où de pareilles connexions nodales n'ont presque jamais lieu, on observe parfois que les extrémités supérieures des faisceaux internes confluent avec le phloème des faisceaux foliaires.

(1) *Bot. Centralbl.*, Bd. XV, 1883, p. 280.

Développement des faisceaux intérieurs chez le Rumex crispus. — Vers l'époque où apparaissent des premiers vaisseaux ligneux, les bords intérieurs des faisceaux desmogènes sortent considérablement de l'anneau formatif. Cela dépend en partie de ce que le méristème interfasciculaire, dans sa couche intérieure, commence à ne se cloisonner que bien rarement, mais principalement parce que, dans les régions qui correspondent aux faisceaux desmogènes, les cloisonnements se propagent graduellement sur des assises toujours plus profondes. A cause de cette dernière circonstance, le passage entre le tissu du faisceau desmogène et la moelle future reste tout le temps parfaitement graduel, comme on le voit dans la figure 50. Un tel aspect présente les bords intérieurs des faisceaux desmogènes vers l'époque de formation des premiers vaisseaux ligneux, qui se différencient de manière à rester couverts du côté intérieur par une assise considérable de méristème actif (fig. 50). Cette assise continue toujours à s'épaissir, en partie par les cloisonnements ultérieurs de ses propres cellules, en partie parce que les cellules voisines du méristème fondamental s'y joignent peu à peu aussi (fig. 51). Il est à remarquer que le même procédé a également lieu, tant dans les faisceaux desmogènes dans lesquels se forment plus tard les faisceaux internes, que dans tous les autres. Mais en ce dernier cas, l'accroissement des faisceaux desmogènes sur leurs bords intérieurs se fait moins énergiquement et ces bords forment dans la suite le tissu de gaines sclérenchymateuses qui, comme le montre la figure 49, entourent en dedans tous les faisceaux normaux.

Au contraire, les faisceaux desmogènes destinés à former les faisceaux vasculaires internes s'accroissent sur leur bord intérieur très énergiquement. Dans les coupes transversales, ils prennent peu à peu la forme de bandes allongées en sens radial, à l'extrémité desquelles se différencient ultérieurement les faisceaux internes. L'accroissement des faisceaux desmogènes aux dépens du méristème fondamental

attenant du côté intérieur dure assez longtemps et se continue souvent encore à l'époque où, dans le faisceau vasculaire normal, avait déjà commencé à se former le bois secondaire, comme il est à voir dans la figure 52. La même figure montre que la différenciation des tissus des faisceaux internes n'a lieu que très tard. Mais, ainsi que dans les faisceaux vasculaires normaux, les éléments du phloème s'y différencient toujours les premiers, étant entourés d'une assise épaisse du méristème qui forme dans la suite la gaine, et ce n'est qu'après cela qu'apparaissent les vaisseaux ligneux primaires.

M. Hérail, qui avait observé aussi le développement des faisceaux intérieurs chez le *Rumex crispus*, dit que le sclérenchyme entourant les faisceaux normaux du côté de la moelle s'épaissit et se lignifie déjà très tôt ; mais quelque temps après les cellules voisines de la moelle, en se cloisonnant, donnent naissance aux nouveaux faisceaux de phloème. Le tissu qui entoure ces derniers revêt aussi la forme de sclérenchyme, lequel conflue avec le sclérenchyme de la gaine du faisceau normal (*loc. cit.*, p. 284). Cette description est parfaitement en désaccord avec tout ce que j'ai observé et ce que montrent les figures ci-jointes (M. Hérail ne donne point de figures à l'appui de son texte). Mes figures prouvent donc que le faisceau normal, ainsi que le faisceau interne placé devant lui, se différencient dans le même faisceau desmogène, bien que la différenciation des éléments du faisceau vasculaire normal ait lieu beaucoup plus tôt (fig. 52). Je n'ai pas observé les stades plus avancés de développement et il est possible que, de même que le faisceau desmogène ne s'accroît sur son bord intérieur que graduellement, la sclérification des éléments de la gaine s'avance aussi dans la même direction et aussi graduellement. Pour expliquer les affirmations de M. Hérail, on ne saurait que supposer qu'il n'avait observé que les stades déjà très avancés.

En comparant maintenant le mode de développement des

faisceaux vasculaires internes dans le type des Cucurbitacées, *Aralia*, *Rumex*, avec le développement de ces faisceaux dans le type précédent (Solanacées-Myrtacées), nous trouvons que ces types ne diffèrent entre eux que sous un seul rapport. Chez les plantes du type des Solanacées, les faisceaux internes se forment de très bonne heure, ordinairement bientôt après la différenciation des premiers vaisseaux ligneux dans les faisceaux normaux ou même bien avant ces derniers. Dans le type des Cucurbitacées et des *Rumex*, les faisceaux vasculaires internes se différencient beaucoup plus tard que les faisceaux normaux. Ce fait paraît dépendre de la massivité des faisceaux internes en voie de se former. Dans l'un et l'autre des types nommés, le méristème destiné à donner naissance à ces faisceaux se forme généralement par voie d'élargissement graduel des faisceaux desmogènes du côté de la moelle, et chez les Cucurbitacées, l'*Aralia*, le *Rumex* avec des faisceaux intérieurs très massifs, ce procédé dure assez longtemps. Or, la différenciation des éléments durables dans les faisceaux desmogènes s'avance dans la même progression que l'accroissement des faisceaux desmogènes eux-mêmes. C'est pourquoi la différence indiquée n'est évidemment que de peu de valeur, d'autant plus que, dans le type des Solanacées lui-même, la différenciation des faisceaux internes chez certaines plantes, comme par exemple chez le *Plectronia ventosa*, peut n'avoir lieu qu'assez tard.

IV

Conclusions tirées des études sur le mode de formation des faisceaux vasculaires internes.

Conformément à ce qui a été exposé dans le précédent chapitre, des observations attentives m'ont montré que le développement des faisceaux internes, quelle que soit leur structure, s'opère dans tous les cas de la même manière. Ces fais-

ceaux prennent naissance toujours dans la même zone de méristème actif, qui produit aussi les faisceaux normaux. Après sa première apparition, cette zone (où les faisceaux desmogènes isolés chez les Cucurbitacées) continue ensuite à s'élargir du côté intérieur aux dépens des cellules attenantes du méristème fondamental et c'est dans son assise intérieure, postérieurement formée, que prennent enfin naissance les faisceaux vasculaires internes. Ce mode de développement est le même pour les faisceaux incomplets du type des Solanacées, que pour les faisceaux internes complets du type des *Rumex*. Ainsi, les études sur le mode de développement ne font qu'affermir les conclusions auxquelles nous sommes arrivés par la voie des recherches histologiques. Ces études conduisent de même à la conviction, que toutes les formations qui apparaissent chez les Dicotylédones en dedans de l'anneau normal des faisceaux, tantôt en forme de simples faisceaux de phloème, tantôt en forme de faisceaux vasculaires complets, sont de nature tout à fait analogue. Ainsi donc, il n'existe que des faisceaux vasculaires complets et des faisceaux vasculaires incomplets; quant aux faisceaux vasculaires doubles, ou « faisceaux bicollatéraux », il n'y en a point.

Mais les recherches sur le mode de développement, exécutées sur un assez grand nombre de représentants des diverses familles et illustrées ici par des figures aussi exactes que possible, m'ont donné encore un autre résultat, peut-être non moins important, ces recherches laissant apercevoir la source de la grave discordance sur ce sujet entre les auteurs précédents. En effet, n'est-il pas étrange que divers observateurs soient arrivés à une conclusion diamétralement opposée au sujet d'une question qui ne demande qu'une simple observation de fait ? J'ai déjà exposé, dans la première partie de ce mémoire, que tandis que M. Lamounette trouvait les premiers vaisseaux ligneux se formant toujours à la limite même de la moelle, M. Flot voyait au contraire qu'ils sont toujours couverts de ce côté, au moins par une

ou deux cellules de l'anneau formatif. Toutefois, on ne saurait attribuer la cause de cette discordance au manque d'attention et il faut en chercher les raisons ailleurs.

En comparant mes observations ci-dessus exposées avec celle des auteurs précédents, on ne manquera pas de découvrir la source de la discordance de ces derniers. Presque tous les auteurs précédents sont partis de la proposition qu'avec la première ébauche de l'anneau formatif au milieu de méristème uniforme du point végétatif, la limite entre cette zone active d'une part, et celle de la moelle d'autre part, est déjà définie. Cependant, mes recherches prouvent qu'une telle limite n'existe point. J'ai eu maintes fois l'occasion d'appeler l'attention du lecteur sur le fait que, jusqu'à l'époque où tous les tissus durables se sont clairement marqués, il n'y a point de critérium pour définir la limite de la future moelle. L'activité du méristème de l'anneau formatif s'affaiblit vers son bord intérieur tout à fait graduellement et en même temps se joignent à lui de ce côté toujours de nouvelles assises du méristème fondamental. Ce procédé dure tout le temps sans interruption et c'est pourquoi, dans la majorité des cas, la transition de l'anneau formatif à la moelle future est parfaitement graduelle. J'indiquerai de plus, qu'avec la marche irrégulière de l'activité formative, si la limite du méristème à cellules étroites se marque parfois précisément, ce phénomène n'est toujours que local et peu durable, sans que le type général de développement soit par cela troublé. Que les cellules larges qui délimitent parfois l'anneau formatif ne soient pas encore de la moelle, cela est surtout évident dans les cas assez fréquents où les premières trachées se différencient au milieu d'un méristème dont les cellules par leurs dimensions se distinguent nettement du méristème typique de l'anneau formatif, comme on le voit par exemple dans la figure 7. Le cas comme celui de certaines espèces de *Campanula* (fig. 35), où l'assise interne de l'anneau formatif présente une couche bien distincte, ne trouble pas non plus la règle générale qui domine le

phénomène de développement, car cette assise tout entière par ses propriétés offre une transition entre l'anneau formatif et la moelle. Chez d'autres plantes, une telle assise transitoire se laisse distinguer aussi, quoique moins nettement.

Toujours donc, comme je l'ai montré plus haut dans la majorité des cas, la transition entre l'anneau formatif et la future moelle est tout à fait insensible. Une limite définie entre ces assises de méristème, dans les stades précoces du développement, ne peut-être tracée qu'arbitrairement, et c'est pourquoi les divers auteurs ont en effet tracé cette limite de diverses manières. Le fait même de la diversité d'avis des auteurs, à ce sujet, peut servir de meilleure preuve que la limite hypothétique n'existe point dans la nature.

Dans l'histologie végétale, s'est établie l'opinion que les divers tissus primaires ne proviennent toujours que de couches bien définies du méristème primitif. Quant aux faisceaux fibro-vasculaires, Sanio (1) et Russow (2) les font dériver de l'assise interne d'une zone, dont l'assise externe forme l'écorce primaire. D'après Hanstein (3), Schmitz (4), M. Falkenberg (5) et aussi M. Lignier (*loc. cit.*), les faisceaux vasculaires proviennent de l'assise extérieure du cylindre central, dont le reste donne de la moelle. Si, d'après le premier de ces avis, l'anneau formatif doit avoir du côté de la moelle une limite précise, cela ne résulte pas du dernier de ces avis. Néanmoins, M. Lignier paraît supposer que l'anneau formatif ne provient que de rangées définies des cellules du cylindre central; car, parlant du développement des

(1) *Botan. Zeitung*, 1863 et 1865.

(2) *Vergleichende Untersuch. üb. d. Leitbündel*, etc. St-Petersburg, 1872. Dans cet ouvrage, Russow impute par erreur à Sanio un autre avis sur ce sujet (p. 179).

(3) *Die Scheitelzellgruppe in Vegetationspunkte der Phanerogamen*, 1868.

(4) *Beobachtungen über d. Entwickelung d. Sprosspitze der Phanerogamen*. Halle, 1874.

(5) *Vergleichende Untersuch. über d. Bau der Vegetationsorgane d. Monocotyledonen*. Stuttgart, 1876, p. 152.

faisceaux internes, il les laisse provenir, chez diverses plantes, en partie de l'anneau formatif et en partie de la moelle (*loc. cit.*, p. 231, 241, 248, 257, 288 et 289). Une telle notion ne pouvait être déduite que des observations des cas où, à cause de l'activité irrégulière du méristème sur le bord intérieur de l'anneau formatif, ce dernier paraît parfois délimité dans ses diverses portions plus ou moins nettement. Mais, comme il a été déjà dit, une telle délimitation n'est guère que passagère, et l'étude attentive du caractère des phénomènes mène toujours à la conviction que, jusqu'à la naissance de tous les tissus durables, l'anneau formatif n'a sur son bord intérieur aucune limite définie et que, par conséquent, il est impossible de dire que les faisceaux internes proviennent « en partie de l'anneau formatif et en partie de la moelle ».

Si, pourtant, durant toute la période du développement, entre l'anneau formatif et la future moelle il n'existe aucune limite *histologique* distincte, il existe peut-être entre eux une limite *physiologique*, de manière que chacune des assises nommées ne soit capable de produire que certaines formations qui lui sont propres ? En ce dernier cas, pour les faisceaux vasculaires internes il devrait se former, dans l'assise supposée autonome de méristème, aussi des faisceaux desmogènes autonomes, indépendamment des faisceaux qui prennent naissance dans l'anneau formatif. Surtout chez les plantes, telles que les espèces de *Rumex*, *Rheum*, *Aralia*, où les faisceaux vasculaires internes sont considérablement éloignés des faisceaux normaux, ils devraient devenir, dans l'assise autonome de méristème, les centres autonomes de l'activité formative. C'est quelque chose de semblable que supposait voir M. Hérail chez le *Rumex crispus*, quoique à tort. Dans tous les cas pareils, nous voyons, au contraire, que le centre de l'activité est toujours dans l'anneau formatif et, pour les cas de formation des faisceaux internes, elle se répand d'ici plus ou moins vers le centre de la tige, mais toujours tout à fait graduellement.

En ce qui concerne la nature des faisceaux « bicollatéraux », les études sur le mode de leur développement conduisent aussi à la conclusion, que toutes les formations analogues se développent tout à fait de la même manière. Les faisceaux internes, complets ou incomplets, disposés en anneaux (continus ou interrompus) en dedans de l'anneau normal des faisceaux vasculaires, prennent toujours naissance dans l'assise commune de méristème actif (l'anneau formatif), qui pour cela s'élargit graduellement sur son bord intérieur. Nous avons vu que les faisceaux internes de phloème accompagnant les faisceaux vasculaires normaux des Cucurbitacées se développent tout comme les faisceaux internes complets de *Rumex* ou d'*Aralia*, qui occupent la même position par rapport aux faisceaux vasculaires normaux. Donc, *si l'étude de la structure histologique seule nous a conduits à la conclusion que les faisceaux « bicollatéraux » n'existent point, l'étude de l'histoire du développement ne fait que confirmer cette conclusion.*

Les recherches sur l'histoire du développement exposées dans ce mémoire montrent que l'anneau formatif ne représente qu'une assise extérieure du cylindre central, qui ne perd que bien graduellement ses propriétés vers le centre de la tige. La plus grande partie de cette assise (en épaisseur) sert à former l'anneau normal des faisceaux vasculaires. Mais ce qui frappe chez les Dicotylédones, c'est la tendance à répandre l'activité formative aussi loin que possible vers le centre de la tige. Tandis que sur le côté extérieur l'anneau formatif se délimite ordinairement de l'écorce primaire de très bonne heure et très nettement, sur le côté intérieur on ne voit jamais une telle limite et ici les cloisonnements longitudinaux se répandent graduellement sur des assises toujours plus profondes de méristème. Chez la majorité des plantes, cette assise intérieure de l'anneau formatif produit dans la suite le tissu distinct de la moelle qui forme la gaine entourant les bords intérieurs des faisceaux vasculaires et à laquelle M. Flot donne le nom de

« zone périmédullaire ». Mais chez beaucoup d'autres plantes, cette activité formative se propage vers le centre de la tige plus énergiquement, et dans ces cas le bord intérieur de l'anneau actif donne naissance aux nouveaux faisceaux vasculaires, bien qu'ordinairement incomplets et alors composés de phloème seul.

Cette dernière circonstance est surtout intéressante, car elle fait voir que c'est la présence du tissu de phloème dans les couches plus profondes de la tige qui est surtout d'une grande importance pour la plante. Dans la majorité des cas, il ne se forme que du phloème, sous forme de faisceaux incomplets, qui dans les tiges ligneuses s'épaississent même au moyen d'un cambium unilatéral. Tandis que le bois n'apparaît dans ces faisceaux internes que rarement et sa présence ici n'est évidemment que de peu d'importance pour la plante. Comme on sait, le tissu de phloème mou se forme aussi parfois chez les Dicotylédones au milieu du bois secondaire, et ces observations anatomiques seules suffisent pour montrer que dans les tiges de Dicotylédones à structure typique, l'apparition des faisceaux de phloème dans les régions profondes de la tige doit être bien favorable pour la plante. Ce fait anatomique est parfaitement d'accord avec certains essais physiologiques qui montrent que chez les Dicotylédones à la structure ordinaire de la tige, le lésion du tissu de phloème, situé tout près sous la surface de la tige, trouble la nutrition des parties disposées au-dessous de l'endroit endommagé ; qu'au contraire cela n'est pas le cas chez les Dicotylédones qui possèdent d'autres faisceaux de phloème situés profondément dans la tige. D'autre part, après avoir étudié un nombre considérable d'espèces de *Campanula*, dont les unes possèdent des faisceaux intérieurs, d'autres en sont privées, M. Westermeier a trouvé que les espèces munies de faisceaux internes se distinguent en général par une floraison plus abondante et ont des tiges plus hautes (1).

(1) *Monatsber. der Berliner Akademie*, 1881, p. 1068

Je viens d'indiquer qu'apparemment toutes les Dicotylédones ont une tendance à produire de nouvelles formations en dedans de l'anneau normal des faisceaux vasculaires, mais chez la majorité cette tendance n'aboutit qu'à la formation des gaines internes (ordinairement parenchymateuses et qui ne jouent que rarement un certain rôle mécanique) des faisceaux vasculaires. Beaucoup de familles cependant, ou même d'espèces séparées, reçoivent au lieu de cela des faisceaux de phloème, formations déjà essentiellement utiles à la plante. Or, *l'apparition des faisceaux vasculaires internes chez les Dicotylédones doit être envisagée, non seulement au point de vue physiologique, mais aussi anatomique, non comme une anomalie dans ce type, mais plutôt comme son développement et perfectionnement ultérieur.* Une telle manière de voir est parfaitement d'accord avec le mode de distribution des plantes munies de faisceaux internes dans les divers groupes systématiques de la classe des Dicotylédones. Dans le mémoire cité de M. Petersen (p. 400), se trouve l'énumération des familles chez lesquelles on a observé jusqu'ici des formations analogues. En ajoutant à cette liste la famille des Rubiacées, où j'ai trouvé des faisceaux internes chez le *Plectronia ventosa*, aussi celle des Araliacées, dont la structure est essentiellement la même que chez les *Rumex* ou *Rheum*, nous aurons la distribution des familles suivantes.

Des quatorze familles, dont toutes les espèces sont munies de faisceaux internes, cinq appartiennent à l'un des plus hauts groupes (d'après le système d'Engler) des Dialypétales, au groupe des Myrtiflores; la famille des Thyméléacées se trouve au voisinage de ce groupe, et la famille des Vochysiacées seule est située un peu plus bas; les sept autres familles appartiennent toutes aux Gamopétales. Des neuf familles, où les faisceaux internes n'apparaissent que chez des espèces séparées, six appartiennent aux Gamopétales, une au plus haut groupe des Dialypétales, une au même groupe que les Vochysiacées (Géraniales), et ce n'est

qu'une seule famille, celle des Polygonacées, qui occupe déjà une position assez basse dans le système.

Une des idées qui dominent actuellement dans l'anatomie des plantes vasculaires est celle que, pour former les divers tissus primaires, dans le cone végétatif existent certaines couches de méristème destinées d'avance à ne produire que tels ou tels tissus définis. Une telle idée a sans doute été suggérée par les faits connus de l'embryologie des animaux, où les divers organes proviennent effectivement des couches embryonales distinctes, dans lesquelles se différencie le tissu primitif de l'embryon. Déjà Sanio, auquel on doit les premières observations précises sur le mode de développement des tissus durables dans les points végétatifs, distinguait dans le méristème primitif le cylindre central, donnant dans la suite la moelle, et la couche extérieure, sous-épidermique, composée au début de trois rangées de cellules, dont deux rangées intérieures donnent naissance à l'anneau des faisceaux vasculaires (chez les Dicotylédones), et la rangée extérieure à l'écorce primaire (1). Mais c'est surtout grâce aux travaux de Hanstein que s'est établie sous une forme plus précise l'idée sur les « couches embryonales » dans les points végétatifs des plantes. Dans ses recherches sur les points végétatifs des tiges, Hanstein trouvait que l'extrémité du cone végétatif dans une coupe longitudinale laisse distinguer trois couches superposées, qui vers la base du cone végétatif se prolongent directement dans certains tissus durables qui en proviennent (2). La rangée extérieure des cellules, — « dermatogènes », — continue comme l'épiderme de la tige; la couche suivante, le « périblème », produit l'écorce primaire, tandis que le cylindre central, le « plérome », dans sa zone externe, donne naissance (chez les Dicotylédones) aux faisceaux fibro-vasculaires. Du mode d'arrangement des cellules propres à chacune de ces couches, Hanstein a déduit

(1) *Botan. Zeitung*, 1863, p. 378.
(2) *Festschrift d. Niederrheinischen Ges. für Natur und Heilkunde*, III, 1868.

que chacune d'elles s'accroît indépendamment des autres, et c'était le motif principal qui a fait voir dans les couches distinguées par Hanstein une expression réelle de la distinction spécifique que diverses couches revêtent lors de leur origine. A côté du principe mécanique de la construction chez les plantes supérieures, celui des couches embryonales domine depuis lors dans presque tous les travaux sur l'anatomie des plantes. Mais si l'on suit attentivement l'application de ce dernier principe dans diverses questions anatomiques, on ne manque pas de se convaincre qu'il est loin d'être fondé, et qu'il n'exprime en réalité aucune loi organique. D'après Hanstein lui-même, à la formation des organes latéraux qui prennent naissance sur le cone végétatif, ne participent que le dermatogène et le périblème, et non seulement dans la formation des feuilles, mais aussi des axes latéraux, quoique dans ces derniers les faisceaux ne doivent se former que du plérome. Les feuilles forment pourtant aussi des faisceaux et, dans les axes eux-mêmes, où les faisceaux doivent se constituer aux dépens du plérome, leurs parties supérieures traversant l'écorce ne peuvent se former toujours que du périblème. Cette dernière difficulté a été déjà remarquée par Russow (*loc.cit.*, p. 183), qui préférait aussi faire naître les faisceaux vasculaires de la couche intérieure du périblème. Le dermatogène lui-même, qui effectivement, dans la majorité des cas, présente dans les tiges une assise tout à fait indépendante, dans les racines cesse de l'être, et dans les tiges même, comme je l'ai trouvé chez le *Bambusa arundinacea* (1), et Russow chez l'*Ephedra* (*loc.cit.*, p. 178), le dermatogène du point végétatif prend parfois une grande part à la formation des couches plus profondes du méristème primitif.

Quant aux tiges des Monocotylédones, j'ai démontré que, dans beaucoup de cas, ce n'est que la partie la plus centrale de la tige et les parties moyennes des faisceaux vasculaires

(1) *Ann. des Sc. nat.*, 8e sér., t. III, pl. XIV et XV, fig. 9 et 10.

qui proviennent du méristème primitif, tandis que tous les autres tissus de la tige, ainsi que l'écorce, dérivent du méristème secondaire formé par l'assise cambiale superficielle (*loc. cit.*). En partant du principe de Hanstein, divers auteurs cherchent à attribuer aux tissus durables mêmes un rôle histogénique défini. Ainsi, M. Van Tieghem a donné le nom de péricycle à une zone parenchymateuse, qui, dans les racines, entoure le faisceau central, et dans les tiges des Dicotylédones embrasse l'anneau complet des faisceaux et qui devait servir à donner naissance aux organes latéraux de formation postérieure (racines latérales ou bourgeons adventifs). Les racines latérales proviennent, en effet, principalement de cette zone, quoique, souvent, dans leur formation participent aussi l'endoderme et même les couches les plus profondes de l'écorce. Quant aux formations adventives de la tige, celles-ci prennent naissance, comme on sait, non seulement dans le péricycle, mais, chez diverses plantes, aussi dans le phloème, dans l'écorce et même dans les cellules séparées de l'épiderme.

Les assises qui, dans des coupes longitudinales des points végétatifs des axes, se font remarquer, grâce à certaines particularités dans l'arrangement de leurs cellules, se distinguent chez diverses plantes avec une précision inégale, ce qui a été remarqué déjà par Hanstein lui-même. Suivant les observations de M. Lignier, même chez les espèces les plus proches, la visibilité des couches de Hanstein peut être très inégale et aussi cet auteur ne leur accorde que peu d'importance. Sur des coupes transversales très jeunes des Dicotylédones, on ne distingue pas généralement quelques couches définies. En vérité, avant que l'anneau formatif commence à s'ébaucher, le méristème le plus central de la tige se distingue déjà par ses cellules moins actives, et pour cela un peu plus larges, mais la transition de ce méristème dans le méristème plus actif des couches périphériques est très insensible et plus tard il ne donne que la partie centrale de la moelle. Bien que Sanio envisage ce méristème central

comme une couche indépendante, destinée à former la future moelle, mes observations ci-dessus exposées sur le mode de formation des faisceaux démontrent, que c'est justement entre l'anneau formatif et la future moelle qu'une limite définie fait parfaitement défaut. Sanio lui-même ne put trouver quelque limite entre la couche produisant l'anneau formatif et la future écorce, bien qu'il crût que l'écorce primaire provient de la première rangée sous-épidermique et l'anneau formatif des deux rangées suivantes, ce qui est tout à fait hypothétique.

Ainsi, il est donc certain que, chez les Dicotylédones, non moins que chez les Monocotylédones, la formation de tels ou tels tissus primaires n'est point liée à quelques couches définies et tant soit peu distinctes du méristème primitif. Il est non moins sûr que, sur les coupes longitudinales des points végétatifs, se distinguent souvent nettement des couches de méristème à l'aspect caractéristique, où la couche externe se constitue de rangées concentriques régulières, parallèles à la périphérie du cône végétatif (le « dermatogène » et le périblème), tandis que le cylindre axial de ce cône se termine par un groupe de cellules à forme plus irrégulière (Voy. par exemple Hanstein, *loc. cit.*, fig. 2). La délimitation elle-même de ces couches devient nette, principalement, grâce à la présence de ce groupe qui forme l'extrémité du cylindre axial. A quelque distance de l'extrémité du cône végétatif, les couches de méristème ne se distinguent plus sensiblement, sinon que le cylindre axial est constitué de cellules un peu plus larges, — ce qui est à voir aussi sur les coupes transversales.

Quelle valeur faut-il donc attribuer à ce groupe axial du cylindre central, qui était envisagé par Hanstein comme le groupe initial, grâce auquel le cylindre central s'accroît indépendamment des autres couches ? Je dois rappeler ici un très intéressant mémoire de Sachs sur l'arrangement des cellules dans les points végétatifs (1). Le point de départ

(1) *Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg*, Bd. II, p. 46 et 185.

pour Sachs était le phénomène qui ne semble presque pas subir d'exceptions, savoir, que les nouvelles cloisons dans les cellules s'ajustent toujours à angle droit sur la paroi de la cellule-mère. Il s'ensuit que, dans les points végétatifs, les cellules de méristème, uniformément isodiamétriques, doivent être disposées toujours suivant un certain plan géométrique, en formant des rangées parallèles à la périphérie (périclines) et des autres croisant les premières sous des angles droits (anticlines). Avec la forme conique du point végétatif, les trajectoires orthogonales des deux systèmes de courbes ont un foyer commun qui se trouve près de l'extrémité du point végétatif. Dans la région d'un tel foyer, par suite du petit rayon de courbure des deux systèmes, la disposition des cellules en rangées devient indistincte, tant qu'elles paraissent disposées irrégulièrement. Sachs a déjà remarqué que les figures exactes des jeunes embryons, etc., données par divers auteurs, ne diffèrent presque pas des schémas géométriques construits par lui-même. En effet, si l'on compare, par exemple, le schéma de Sachs (fig. 1, avec la figure 2 de Hanstein (*loc. cit.*), le premier semble n'être qu'un schéma de la seconde. Le groupe situé à l'extrémité du plérome de Hanstein n'est que le foyer des deux systèmes de courbes suivant lesquelles sont disposées les cellules du méristème primitif. Les cellules de la partie centrale de la tige, qui, comme je l'ai dit, commencent à s'élargir de meilleure heure que les autres peuvent prendre avec cela une forme moins régulière (Voy. Hanstein, *loc. cit.*, fig. 1, 3), ce qui contribue encore à leur distinction plus nette des assises qui les recouvrent (périblème). Tout cela mène à la conviction, que la visibilité des couches de Hanstein est un phénomène plus apparent que réel, et qui n'est pas l'expression d'une loi géométrique.

Dans les tiges des Dicotylédones, où tous les tissus primaires se différencient immédiatement du méristème primitif, divers d'entre eux se forment certainement des couches ou groupes définis de ce méristème. Mais d'après la

théorie de Hanstein, les diverses assises du méristème ne sont capables de donner naissance qu'à de certains tissus ou formations bien déterminées, et non seulement la destination de ces assises est définie dès leur première apparition, mais elles restent morphologiquement, ainsi que histologiquement, toujours indépendantes l'une de l'autre. Or, tous les faits que j'ai indiqués plus haut conduisent à la conviction qu'une telle manière de voir n'est pas d'accord avec les phénomènes réellement observés, et que, même chez les Dicotylédones, l'origine des divers systèmes anatomiques dans les points végétatifs ne se laisse pas réduire à de certaines couches bien définies du méristème primitif. Et cependant, la tendance des anatomistes à ranger à tout prix tous les systèmes anatomiques à l'égard de leur origine en certaines catégories a causé déjà bien du dommage. En effet, ce n'est que par une idée préconçue qu'on peut expliquer le fait, sur lequel j'appelai plus haut l'attention du lecteur, que, dans les points végétatifs, les divers auteurs traçaient la limite de la moelle tout catégoriquement, quoique chacun d'eux la vît passer autrement. Des faits pareils démontrent, à leur tour, que le principe introduit dans la science par Hanstein, qui jusqu'ici n'a pas ouvert à l'anatomie des plantes de nouveaux horizons, mais qui est capable de troubler la marche impartiale des investigations, est un principe fictif qui doit être abandonné.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures sont soigneusement copiées au moyen de la chambre claire d'Abbe. Les figures pour chaque plante appartiennent toujours au même point végétatif. Par *m* est désignée toujours la partie tournée vers le centre de la tige. Les nombres entre parenthèses indiquent le grossissement.

PLANCHE VII

Fig. 1 (260). — *Zehneria (Pilogyne) suavis*. Un faisceau intérieur avec un abondant bois secondaire, *g*.

Fig. 2 (135). — *Rhynchocarpa dissecta*. Un faisceau intérieur avec le bois secondaire *g*, séparé du faisceau normal par une couche de gros parenchyme, *n*.

Fig. 3-4. — *Cucurbita perennis*.

Fig. 3 (135). — Un faisceau interne avec le bois peu abondant, *g*, tourné un peu par rapport à son faisceau normal.

Fig. 4 (135). — Un faible faisceau interne avec quelques éléments de bois, *g*, qui se trouvait au milieu de la moelle.

Fig. 5-12. — *Lycium europæum*.

Fig. 5 (260). — Un jeune stade de l'anneau formatif, sans limites précises sur ses deux bords.

Fig. 6 (260). — Un stade ultérieur du développement. L'anneau formatif passe sur son bord intérieur le plus souvent très graduellement. Le premier vaisseau ligneux, *g*, est couvert du côté interne par des cellules assez larges qui viennent de se cloisonner.

Fig. 7 (260). — Le premier vaisseau ligneux s'est différencié au milieu de cellules qui, par leurs dimensions, se distinguent beaucoup des cellules de l'anneau formatif typique.

Fig. 8 (260). — Un stade encore plus avancé; l'anneau formatif n'a toujours pas encore sur son bord intérieur quelque limite précise.

Fig. 9 (260). — Devant le vaisseau ligneux primaire commencent à se différencier les faisceaux internes.

Fig. 10 (260). — Appartient au même entre-nœud que la précédente, mais à une partie de l'anneau formatif où les vaisseaux spiraux ne se sont pas formés. Sur le bord intérieur de l'anneau formatif, se sont déjà différenciés les éléments du phloème intérieur.

Fig. 11 (260). — Une coupe longitudinale du point végétatif dans le quatrième entre-nœud à partir de l'extrémité. Les cellules d'une rangée du

méristème primitif, *p*, contiguë au bord intérieur de l'anneau formatif, se sont cloisonnées longitudinalement. Sur le bord extérieur de l'anneau formatif, s'ébauchent déjà les futures fibres de la gaine, *g*.

PLANCHE VIII

Fig. 12 (260). — Une coupe longitudinale (prise d'un autre point végétatif) du sixième ou septième entre-nœud. La signification des lettres est la même. Le passage de l'anneau formatif à la moelle reste aussi graduel, mais les cellules qui doivent former la moelle ont commencé à se cloisonner énergiquement par des cloisons transversales.

Fig. 13-14. — *Datura arborea.*

Fig. 13 (260). — L'anneau formatif, délimité assez bien vers l'extérieur, passe sur son bord intérieur tout à fait graduellement.

Fig. 14 (260). — Une partie de l'anneau formatif où se forment les portions inférieures des faisceaux foliaires. Les faisceaux internes de phloème se sont différenciés en partie dans l'anneau formatif typique, en partie dans l'assise transitoire.

Fig. 15-21. — *Nerium Oleander.*

Fig. 15 (330). — Un jeune stade de l'anneau formatif. Un groupe de tubes criblés, entouré de cellules de méristème en voie d'accroissement, *p*, sort graduellement de l'anneau formatif.

Fig. 16 (330). — Le passage de l'anneau formatif à la future moelle est très graduel et la première trachée est couverte en dedans par des cellules qui ne diffèrent pas du méristème de l'anneau formatif typique.

Fig. 17 (330). — Appartient à la même coupe transversale que la précédente. La première trachée est couverte en dedans par une large cellule qui ne se distingue pas des cellules de la moelle future.

Fig. 18 (260). — Le groupe des tubes criblés primaires, *a*, est complètement sorti de l'anneau formatif, où s'est différencié un nouveau groupe de phloème primaire, *b*. L'anneau formatif offre sur son bord intérieur, dans ses diverses portions, un aspect bien différent.

Fig. 19 (260). — Les groupes de phloème primitivement formés sont sortis partout des faisceaux desmogènes qui ont donné naissance aux nouveaux groupes de tubes criblés. Dans le bord intérieur de l'anneau formatif se sont déjà ébauchés les faisceaux internes.

Fig. 20 (260). — Le faisceau interne semble avancé maintenant dans la moelle, à cause de l'accroissement énergique des cellules qui l'entourent.

Fig. 21 (260). — Coupe d'une partie âgée (d'une autre tige). Les faisceaux internes sont séparés du bois de l'anneau normal par une couche de parenchyme à petites cellules, dont l'aspect diffère beaucoup de celui du parenchyme médullaire, *m*.

Fig. 22-23. — *Vinca minor.*

Fig. 22 (330). — L'anneau formatif, sur son bord intérieur, passe par endroits bien graduellement; par endroits il est délimité par des cellules assez larges, lesquelles cependant se cloisonnent maintenant aussi, *a*, en s'unissant évidemment à leur tour à l'anneau formatif.

Fig. 23 (330). — Le premier vaisseau ligneux est déjà recouvert par quelques rangées de cellules. Dans les cellules du méristème fondamental qui sont en retard, sur la limite de l'anneau formatif, les cloisonnements continuent toujours, *a*.

Fig. 24-30. — *Plectronia ventosa.*

Fig. 24 (330). — Un très jeune état de l'anneau formatif, où sa limite du côté de l'écorce commence seulement à s'ébaucher.

Fig. 25 (330). — La limite de l'anneau formatif du côté de l'écorce est déjà très tranchée, mais sur son bord intérieur il passe tout à fait graduellement au méristème fondamental.

Fig. 26 (330). — Le vaisseau ligneux primaire est couvert en dedans par une rangée de cellules étroites de l'anneau formatif, auquel se joignent maintenant, en se cloisonnant aussi, les cellules voisines du méristème fondamental.

Fig. 27 (330). — Le vaisseau ligneux est délimité en dedans par une large cellule qui s'est cloisonnée à présent aussi.

PLANCHE IX

Fig. 28 (330). — L'anneau formatif s'est élargi déjà au delà des trachées, qui sont couvertes maintenant par une assise considérable de méristème à cellules étroites.

Fig. 29 (330). — Un stade de développement assez avancé; mais à l'anneau formatif continuent encore à se joindre les cellules voisines du méristème fondamental.

Fig. 30 (330). — Les faisceaux internes se sont déjà formés et la plupart d'entre eux se sont différenciés sur le bord interne du typique anneau formatif, mais quelques-uns aussi dans des cellules séparées, situées plus profondément et qui, par leur largeur, ne diffèrent pas des cellules de la moelle, *a*.

Fig. 31-32. — *Operculina* (*Ipomæa*) *tuberosa.*

Fig. 31 (260). — L'anneau formatif, délimité d'une manière très tranchée sur son bord extérieur, n'a aucune limite définie sur son bord intérieur.

Fig. 32 (260). — Sur le bord intérieur de l'anneau formatif, se sont déjà différenciés les éléments du phloème.

Fig. 33-34. — *Campanula lamiifolia.*

Fig. 33 (330). — Un jeune stade de l'anneau formatif, dont la limite extérieure commence déjà à se marquer, tandis que son bord intérieur se perd tout insensiblement.

Fig. 34 (330). — L'assise interne de l'anneau formatif est composée de cellules beaucoup plus larges, dans lesquelles commencent à se former les faisceaux internes.

Fig. 35 (260). — *Campanula cervicaria.* Les faisceaux internes commencent à se former dans une couche de méristème qui ne diffère de la moelle que par l'absence des méats intercellulaires.

Fig. 36-38. — *Eucalyptus piperita.*

Fig. 36 (330). — Le bord interne de l'anneau formatif se présente très inégalement. Le premier vaisseau ligneux est délimité par une cellule qui, par son aspect, ne diffère pas du tissu de la partie centrale de la tige.

Fig. 37 (330). — Une large cellule qui délimite le vaisseau ligneux interne a commencé à se cloisonner.

Fig. 38 (330). — Les vaisseaux ligneux sont déjà couverts par une couche assez épaisse du tissu de l'anneau formatif, sur le bord intérieur duquel ont commencé déjà à se former les faisceaux de phloème.

Fig. 39-40. — *Quisqualis indica.*

Fig. 39 (330). — Le bord interne de l'anneau formatif est délimité très inégalement : les cellules qui couvrent les vaisseaux ligneux tantôt ne diffèrent pas des cellules du typique anneau formatif, tantôt se distinguent de ces dernières par leurs dimensions, mais à leur tour commencent aussi à se cloisonner.

Fig. 40 (330). — Dans la portion où les trachées ne se forment point, les éléments des faisceaux internes se différencient sur le bord intérieur de l'anneau formatif.

Fig. 41-43. — *Bryonia alba.*

Fig. 41 (330). — Un jeune stade, où les faisceaux desmogènes commencent à différencier les premiers tubes criblés.

PLANCHE X

Fig. 42 (260). — Les vaisseaux ligneux dans les faisceaux desmogènes sont recouverts partout par une couche d'étroit méristème qui en partie passe tout à fait graduellement au tissu fondamental qui l'entoure.

Fig. 43 (260). — Coupe d'une autre tige. Le bord interne du faisceau desmogène, qui s'est accru très énergiquement et qui doit former le faisceau vasculaire interne, dont les éléments n'ont pas encore commencé à se différencier.

Fig. 44-48. — *Aralia racemosa.*

Fig. 44 (330). — Un très jeune faisceau desmogène au milieu d'un anneau formatif faiblement marqué.

Fig. 45 (330). — Les vaisseaux ligneux sont recouverts par une couche assez épaisse de tissu du faisceau desmogène, qui passe au méristème fondamental tout à fait graduellement.

Fig. 46 (330). — Du bord intérieur du faisceau desmogène les cloisonnements se répandent sur des assises toujours plus profondes du méristème fondamental ; *c*, canal sécréteur.

Fig. 47 (330). — Le faisceau desmogène a formé sur son bord intérieur un appendice fortement avancé, dont l'extrémité donnera naissance au faisceau vasculaire interne ; *c*, canal sécréteur.

Fig. 48 (260). — Dans le faisceau vasculaire interne se sont déjà différenciés les premiers éléments de phloème et de xylème.

Fig. 49-52. — *Rumex crispus.*

Fig. 49 (21). — Coupe d'une portion d'un entre-nœud âgé. Le bord externe ainsi que l'interne de chaque faisceau normal est entouré d'une massive gaine sclérenchymateuse. Dans le tissu des gaines qui encadrent les faisceaux du côté de la moelle sont enfermés les faisceaux internes, tantôt complets, tantôt incomplets, qui accompagnent de cette manière les faisceaux normaux plus forts.

Fig. 50 (330). — Un faisceau desmogène qui n'a formé que sa première trachée. Cette dernière est recouverte du côté intérieur par le méristème, qui passe graduellement au méristème fondamental de la partie centrale de la tige.

Fig. 51 (260). — Un faisceau desmogène qui s'accroît graduellement sur son bord intérieur, parce que se joignent toujours à lui les cellules contiguës du méristème fondamental.

Fig. 52 (260). — Le bord intérieur du faisceau desmogène s'est prolongé en un appendice, dans lequel s'est différencié déjà le premier vaisseau criblé du faisceau vasculaire interne.

RECHERCHES

SUR LE

MODE DE FORMATION DES TUBES CRIBLÉS

DANS LA RACINE DES DICOTYLÉDONES

Par M. G. CHAUVEAUD.

En publiant mes recherches sur le mode de formation des tubes criblés primaires dans la racine des Monocotylédones (1), je m'étais borné pour tout historique à citer le passage où M. Janczewski déclare « qu'il ne lui a pas été donné de reconnaître le mode de développement des tubes primaires qui se forment aux dépens des cellules procambiales », parce qu'on ne savait alors rien de plus sur le développement des tubes criblés primaires.

Pendant l'impression de mes recherches, j'avais communiqué à l'Académie des sciences, le 11 octobre 1897, une note (2) signalant dans l'évolution des tubes criblés primaires une phase tout à fait spéciale à ces éléments et qui correspond au plus haut degré de leur différenciation. Pour cette raison, je l'appelai *phase de différenciation maximum*, en décrivant le procédé de coloration par lequel cette différenciation est mise en grande évidence.

(1) *Ann. des Sc. nat.*, 8e série, t. IV.

(2) *Sur l'évolution des tubes criblés primaires* (Compt. Rend. Acad. des Sc., p. 546).

A l'aide de ce procédé, j'avais pu, depuis plusieurs années déjà, obtenir des microphotographies où les premiers tubes criblés primaires se distinguent très nettement de tous les autres éléments. Un certain nombre de ces microphotographies ont même été projetées en public à la réunion des naturalistes du Muséum (1) en 1895.

Quelques semaines plus tard, le 26 octobre 1897, une communication sur le même sujet fut faite à l'Académie des sciences. L'auteur de cette communication, M. Léger, sans faire d'ailleurs aucune allusion à ma note précédente, rappelait qu'il a déjà employé l'expression de *différenciation nacrée* pour caractériser l'aspect présenté par certaines cellules du liber.

C'est dans sa thèse (2) sur l'appareil végétatif des Papavéracées que se trouve cette expression de différenciation nacrée, mais M. Léger, après d'autres auteurs qu'il cite, applique cette expression aux cellules du liber sans préciser davantage de quels éléments il s'agit. Il dit en effet, à ce propos (3) : « Il ne nous a pas encore été possible de reconnaître si ces cellules nacrées présentent les caractères spéciaux des tubes criblés. »

Or, ma communication avait précisément pour but de montrer que cette différenciation spéciale correspond à une phase de l'évolution des tubes criblés et qu'elle sert à caractériser ces tubes criblés à l'exclusion de tout autre élément.

Malgré cela, dans un mémoire paru ultérieurement, M. Léger a ajouté à la fin de son historique la note suivante : « M. Chauveaud a présenté à l'Académie des sciences une note sur les cellules nacrées. Il signale la différenciation spéciale des parois, et n'ayant certainement pas connaissance des travaux qui viennent d'être indiqués, présente son observation comme inédite. »

(1) *Sur le développement du faisceau libérien de la racine des Graminées* (Bull. du Mus. d'hist. nat, 1895, t. I, p. 209).

(2) Mém. Soc. Linnéenne de Normandie, t. XVIII, p. 31.

(3) *Id.* p. 32.

Pour faire ressortir la contradiction renfermée dans cette note, je vais reproduire ici les quelques phrases qui la précèdent (1):

« Dans un important mémoire sur le liber, M. Lecomte reste muet sur le sujet qui nous occupe. Cet auteur, en un certain point de son travail (p. 209), montre que la difficulté de délimiter rigoureusement le liber est souvent très grande et donne plusieurs caractères pour reconnaître ce tissu. Relativement à la paroi, il dit : « Les membranes sont de « nature cellulosique, elles sont douées d'une forte réfrin- « gence et présentent des reflets bleuâtres ou nacrés que « ne possèdent pas les membranes des cellules du paren- « chyme non libérien (2). »

« Le sens de cette phrase, dit M. Léger, est peu précis et les derniers mots semblent indiquer que la réfringence se rencontre aussi bien chez le parenchyme libérien que chez les éléments spécialisés. »

Telle est la critique que M. Léger fait suivre de la note me concernant. Pour expliquer une pareille contradiction, il faut supposer que cet auteur avait complètement oublié sa propre déclaration citée ci-dessus : « Il ne nous a pas encore été possible de reconnaître si les cellules nacrées présentent les caractères spéciaux des tubes criblés. »

Récemment, M. Perrot a fait paraître un important travail sur le tissu criblé (3). Dans ce travail, où sont analysés de nombreux mémoires, et qui contient des observations nouvelles, M. Perrot a mis au point l'ensemble des résultats acquis dans les diverses parties de ce sujet.

(1) *Recherches sur l'origine et les transformations des éléments libériens* (Mém. de la Soc. Linnéenne de Normandie, t. XIX, p. 55).

(2) *Contribution à l'étude du liber des Angiospermes* (Ann. des Sc. nat., Bot., 7e série, t. X).

(3) *Le tissu criblé*, Paris, Lechevallier, 1899.

INTRODUCTION

Dans le présent mémoire, j'étudie le mode de formation des tubes criblés primaires dans la racine des Dicotylédones. Ainsi que dans le précédent mémoire, relatif à la racine des Monocotylédones, j'insiste surtout sur le développement des premiers de ces tubes criblés primaires, parce qu'ils constituent l'élément le plus caractéristique du faisceau libérien. La plupart des figures qui accompagnent ce travail représentent des états du développement où ces premiers tubes criblés ont acquis leur différenciation maximum. Cette différenciation, qui correspond à une modification de la paroi des tubes criblés, est mise en évidence par la coloration à l'aide du brun Bismarck que j'ai déjà indiquée. Les figures sont la représentation, aussi exacte que possible, par la gravure, des épreuves obtenues directement par la microphotographie des coupes.

Les exemples décrits sont pris au hasard dans les diverses familles et appartiennent aussi bien à des plantes terrestres qu'à des plantes aquatiques, en même temps qu'à des plantes de notre flore et de la flore exotique. Je vais présenter d'abord avec quelques détails le mode de formation des premiers tubes criblés dans une Renoncule prise comme type, et je suivrai ensuite l'ordre de la classification du *Traité de botanique* de M. Van Tieghem.

Ranunculus repens (fig. 1, 2, 3, 4, Pl. XI).

Au début de sa formation, la stèle de la radicule offre en son centre plusieurs cellules de grande taille et irrégulièrement arrondies, tandis que les autres cellules sont plus petites et polygonales. Ces grandes cellules, en nombre variable de deux à cinq, s'élargissent surtout dans le sens

du rayon de la racine (1). A sa périphérie, la stèle présente une assise (fig. 1, *p*) formée de cellules qui se distinguent des cellules placées en dedans par une taille un peu plus grande et aussi par leur forme allongée tangentiellement, tandis que ces dernières sont allongées radialement. Ces cellules de l'assise externe de la stèle forment transition avec les cellules des assises internes de l'écorce, qui sont fortement allongées dans le sens tangentiel. D'ailleurs, l'alternance des assises corticales internes et de l'assise externe de la stèle permet de bien délimiter cette stèle. L'assise externe, de bonne heure différenciée, est le péricycle (*p*). C'est, en effet, au contact de cette assise, en dedans d'elle, que se trouvent situées les cellules mères des premiers tubes criblés. Le nombre de ces cellules mères, qui correspond au nombre des faisceaux libériens de la racine, est assez variable.

Sans donner une valeur absolue à cette remarque, on peut dire que le nombre des faisceaux libériens d'une racine est en rapport direct avec le diamètre de cette racine. Les petites racines de *R. repens* ont souvent trois faisceaux, les grosses racines en ont fréquemment cinq et la variation peut être parfois plus grande. Nous décrirons comme racine typique une racine possédant quatre faisceaux libériens, parce que ce nombre est celui qu'on rencontre le plus communément.

Chaque cellule mère du premier tube criblé se divise par une cloison inclinée à 45° sur le plan passant par le centre de la cellule mère et par l'axe de la racine. Cette direction de la cloison a une certaine importance, au moins au point de vue morphologique, car c'est d'elle que dépend la forme du tube criblé. Si nous rappelons que cette direction est presque constante chez la plupart des Monocotylédones et qu'elle

(1) Toutes nos descriptions sont faites sur des coupes transversales de la racine ; par conséquent, les expressions de grandeur et de forme des cellules sont relatives à la taille et à la forme que ces éléments présentent dans le plan transversal.

imprime aux premiers tubes criblés radiculaires ce cachet particulier qui les rend si faciles à reconnaître, nous comprendrons aisément qu'il soit intéressant de la signaler en insistant au début de cette étude chez les Dicotylédones. Ce cloisonnement de la cellule mère donne naissance à deux cellules filles dont l'une (*a*) est semblable aux cellules voisines et dont l'autre (*t*) a une forme losangique ou quadrangulaire tout à fait caractéristique. C'est cette cellule losangique qui est le premier tube criblé à son début. Ce jeune tube criblé s'insère par son angle externe entre deux cellules péricycliques (*pp*, fig. 1), et est emboîté vers l'intérieur par sa cellule sœur (*a*) et par une autre cellule (*a'*). Peu après sa formation, le tube criblé s'insinue pareillement entre les deux cellules *a* et *a'*, de telle sorte que l'on ne peut plus reconnaître laquelle de ces deux cellules *a* et *a'* est sa cellule sœur (fig. 3). Nous trouvons donc ici un mode de formation du premier tube criblé absolument identique à celui que nous avons déjà fait connaître dans le Blé (1). Pour les raisons que nous avons alors indiquées, il faut donc, si l'on veut employer l'expression de cellule compagne, modifier sa définition ou mieux appeler *cellules annexes* les cellules *a* et *a'*, ce dernier terme indiquant seulement des rapports de voisinage et non des rapports de parenté.

La division de la cellule mère du premier tube criblé se fait de très bonne heure, à une faible distance du sommet de la racine, sous la coiffe, au niveau où cette coiffe est épaisse de quatre à cinq assises concentriques. Cette division a lieu vers la même époque pour les quatre cellules mères, mais la simultanéité est rarement absolue, de telle sorte que sur la même coupe on peut observer différentes phases de cette division.

La coupe représentée (fig. 1) a été choisie dans le but de montrer nettement plusieurs de ces phases. La cellule mère (*m*) est encore indivise; la cellule (m^1) vient de se

(1) *Loc. cit.*, p. 209.

diviser, la cloison (*c*) est encore très mince et la paroi (*b*) de la cellule mère est restée droite; la cellule mère (m^2) offre un état un peu plus avancé ; enfin, une phase plus avancée encore (m^3) montre la disposition à peu près définitive du premier tube criblé et de ses cellules annexes. En s'insinuant pareillement entre les deux cellules (*a*) et (*a'*), le tube criblé (*t*) a modifié ses rapports de position avec sa cellule sœur ; la paroi (*b*) de la cellule mère, primitivement droite, forme maintenant les parois (*b*) du tube criblé et (b^1) de sa cellule sœur qui font entre elles un angle bien marqué.

Ensuite, le tube criblé (*t*) s'allonge sans jamais se cloisonner et il acquiert sa différenciation maximum à un niveau correspondant à la base même de la coiffe. En colorant les coupes par le brun Bismarck, on voit les parois du tube criblé prendre une coloration intense qui le distingue à première vue. C'est pendant cette phase de différenciation maximum qu'apparaissent sur les parois transversales les ponctuations qui les transforment en cribles (*c*, fig. 4). Ces ponctuations sont au nombre de cent et davantage réparties uniformément sur toute l'étendue de la paroi transversale. Au moment de sa différenciation maximum, le tube criblé présente une longueur qui égale trois ou quatre fois sa largeur. Cette longueur s'accroît ultérieurement beaucoup, tandis que la largeur diminue un peu par suite de l'étirement du tube.

La formation du premier tube criblé que nous venons de décrire est la formation typique, mais un certain nombre de modifications peuvent s'observer. Ces modifications ont surtout pour point de départ un changement dans la direction de la cloison qui divise la cellule mère du tube criblé. Ce changement est d'ailleurs assez fréquent et sur une même coupe on peut constater plusieurs modifications auxquelles il donne lieu. Ainsi, à côté de deux tubes criblés typiques (*t*, fig. 2), on en voit un de forme pentagonale (t^1) et un autre de forme hexagonale (t^2). Ces deux derniers sont de taille plus grande que les tubes criblés typiques; le

nombre des cellules annexes est aussi plus grand ; il y en a trois pour le tube pentagonal (t^1) et quatre pour le tube hexagonal (t^2). Dans ces cas, la cellule sœur du tube criblé est accolée, soit à une de ses faces latérales, soit à une de ses faces internes. La cellule sœur du tube criblé peut demeurer indivise comme le tube criblé, mais elle peut aussi se diviser comme toute autre cellule annexe. Un exemple de cette division se voit en m^3 (fig. 1) où la cellule sœur (a) et la cellule annexe (a') viennent d'être divisées par des cloisons (c, c) dirigées parallèlement aux parois internes du premier tube criblé.

DICOTYLÉDONES

Urticacées. — *Urtica urens* (fig. 5, Pl. XI). — Très près du sommet de la racine, l'écorce présente deux assises internes à cellules aplaties dans le sens radial ; la stèle est formée de cellules isodiamétriques, sauf à la périphérie où les cellules de l'assise péricyclique s'accroissent notablement dans le sens radial, formant un contraste très marqué avec les cellules corticales qui les touchent.

En raison de la taille de ses cellules, le péricycle, à ce moment, forme une couronne claire qui se détache bien nettement sur les coupes et leur donne un aspect tout à fait particulier. Bientôt après, les cellules de cette assise se dédoublent par une cloison tangentielle et le péricycle se trouve formé de deux assises (p, p'). Pendant que s'opère le dédoublement du péricycle, les premiers tubes criblés se forment par le cloisonnement de leurs cellules mères, mais comme le cloisonnement qui leur donne naissance a une direction quelconque, il en résulte que ces tubes criblés à leur origine ne peuvent pas être distingués comme tels. Leur forme et leur taille sont semblables à celles des cellules qui les entourent, mais un peu plus tard, au niveau où la coiffe est épaisse de trois assises concentriques, ces

tubes criblés acquièrent leur différenciation maximum et deviennent bien reconnaissables. Ils sont au nombre de deux diamétralement opposés l'un à l'autre, et séparés de l'endoderme par les deux assises péricycliques provenant du dédoublement que nous venons d'indiquer. De part et d'autre de chacun de ces premiers tubes criblés, il s'en forme d'ordinaire un autre situé également au contact de l'assise interne du péricycle, de telle sorte que l'on a pour chaque faisceau libérien, à ce moment, trois tubes criblés (*t*), au contact du péricycle, séparés l'un de l'autre par deux ou plusieurs cellules libériennes. Un peu plus tard, il se fait un nouveau tube criblé de part et d'autre des précédents. Chaque faisceau libérien possède donc cinq tubes criblés accolés à l'assise interne du péricycle et séparés entre eux par plusieurs cellules; aussi est-il très large, occupant environ le quart de la circonférence de la stèle, ce qui est en rapport avec la structure binaire de cette racine.

Quelquefois il apparaît, dès le début, deux premiers tubes criblés, à chaque extrémité diamétrale, et, un peu plus tard, il se forme un tube criblé seulement de part et d'autre de ces deux premiers. De même, deux tubes criblés peuvent n'être séparés que par une seule cellule libérienne, tandis qu'il peut y avoir entre deux tubes criblés voisins plus de deux cellules libériennes, comme on le voit dans le même faisceau (fig. 5). Ce sont là des modifications de détail qui peuvent se rencontrer dans la même racine à différentes époques de sa croissance et qui semblent liées assez étroitement avec la grosseur de la racine, le nombre des éléments libériens étant plus grand dans les racines de plus grand diamètre.

Les nouveaux tubes criblés se forment ultérieurement en dedans des précédents, de la même façon que les premiers. Plus tard, la disposition régulière des deux assises péricycliques disparaît et le dédoublement primitif que nous avons décrit ne saurait être soupçonné.

CASUARINACÉES. — *Casuarina tenuissima* (fig. 6, Pl. XI). —

Au début, la stèle est assez uniforme, ses cellules sont petites ; toutefois l'assise périphérique (*p*) est formée de cellules plus grandes qui les font ressembler davantage aux cellules de l'écorce. On peut distinguer assez facilement de l'endoderme cette assise périphérique, parce que ses cellules sont allongées radialement, tandis que les cellules endodermiques (*e*) sont allongées tangentiellement ; en outre, l'alternance entre ces deux assises est bien marquée. Les cellules mères des premiers tubes criblés se trouvent au contact de cette assise périphérique ; elles se cloisonnent de bonne heure pour donner naissance à autant de tubes criblés. Ces tubes sont au nombre de cinq d'ordinaire, correspondant à cinq faisceaux libériens et également espacés.

Ils acquièrent, lors de leur différenciation maximum (*t*), une taille supérieure à celle des éléments voisins ; leur forme paraît presque circulaire, par suite du nombre de leurs côtés. En dedans du péricycle, les cellules qui entourent les premiers tubes criblés se divisent par des cloisons assez régulièrement disposées concentriquement au premier tube criblé, formant un îlot demi-circulaire qui indique déjà nettement le faisceau libérien.

A ce moment, c'est-à-dire au niveau où la coiffe a cinq assises d'épaisseur, en face de chaque premier tube criblé, il se fait un dédoublement du péricycle. Ce dédoublement s'accomplit très irrégulièrement : il frappe une, deux ou trois cellules; tantôt les trois cellules qui se dédoublent sont situées côte à côte (*f*), tantôt deux des cellules dédoublées sont côte à côte et séparées de la troisième par une cellule demeurée indivise (*f'*).

De part et d'autre du premier tube criblé et séparé de lui par une cellule libérienne, il se fait un peu plus tard, au contact du péricycle, un second tube criblé. Ensuite, les nouveaux tubes criblés qui se forment apparaissent dans l'îlot déjà différencié, en dedans des premiers. Sur des coupes faites à un état plus âgé, les premiers tubes criblés seuls se montrent bien distincts comme tels, mais leurs faces

sont assez fortement incurvées vers l'intérieur du tube.

Pipéracées. — *Piper futo-catsira* (fig. 7, Pl. XI). — La stèle est d'aspect homogène dans toute son étendue à l'origine. Les premiers tubes criblés naissent par le cloisonnement de leur cellule mère, qui est séparée de l'endoderme par une seule assise péricyclique. Mais le cloisonnement est loin d'avoir une direction constante ; aussi sur la coupe considérée, un seul tube criblé présente la forme quadrangulaire typique (*t*), tandis que les autres ont une forme pentagonale ou hexagonale irrégulière. A ces dernières formes correspond un entourage composé d'un plus grand nombre de cellules. Le premier tube criblé typique (*t*) est inséré vers l'extérieur entre deux cellules péricycliques (*p*) et emboîté vers l'intérieur par deux cellules libériennes. Les autres tubes criblés sont quelquefois insérés entre deux cellules péricycliques, tantôt accolés à la face interne d'une seule cellule péricyclique ; en tous cas, ils sont entourés par trois ou quatre cellules libériennes correspondant chacune à une de leurs faces.

Parfois les cellules péricycliques accolées aux premiers tubes criblés se dédoublent, mais ce dédoublement se fait avec une très grande irrégularité. Tantôt les deux cellules emboîtant un tube criblé quadrangulaire se cloisonnent à la fois, tantôt la cellule superposée à un tube hexagonal ou pentagonal se dédouble seule, tantôt enfin aucun dédoublement ne se produit. Ces diverses modifications peuvent s'observer sur une même coupe. Ainsi les tubes criblés (t,t^2) présentent deux cellules péricycliques dédoublées (p,p'), les deux tubes (t^1,t^1) présentent chacun une seule cellule péricyclique dédoublée, tandis que le cinquième tube criblé (t^3) ne présente en face de lui que des cellules péricycliques demeurées indivises.

La disposition des tubes criblés qui apparaissent ultérieurement est en rapport avec la forme des premiers. Quand le premier tube criblé est losangique, il se forme généralement trois nouveaux tubes criblés accolés aux

faces internes des deux cellules annexes. Ces tubes se touchent par leurs faces latérales, formant ensemble un arc autour du premier tube criblé et de ses deux cellules annexes. Dans le cas où le premier tube criblé est hexagonal, c'est souvent la cellule située au contact de sa face interne qui évolue en tube criblé, et alors ce nouveau tube criblé n'est séparé du premier par aucun autre élément.

Il peut arriver parfois que la cellule mère du premier tube criblé donne deux cellules filles qui évoluent en tubes criblés. On a alors deux premiers tubes criblés situés côte à côte, au contact du péricycle.

POLYGONACÉES. — *Rumex Acetosa* (fig. 8, Pl. XI). — L'assise péricyclique se reconnaît, au début, par la taille de ses cellules qui surpassent en grandeur les autres cellules de la stèle. En dedans de cette assise, les cellules mères donnent naissance aux premiers tubes criblés. Ces tubes, au nombre de cinq en général, ont une forme pentagonale et leur taille est assez grande (t^1); comme d'autre part les trois cellules qui sont accolées à leurs faces internes sont un peu plus grandes que les autres cellules de la stèle, on a des îlots libériens formés d'éléments plus grands que les éléments du conjonctif, ce qui donne un aspect assez peu fréquemment réalisé. Pendant que les premiers tubes criblés acquièrent leur différenciation maximum, le péricycle allonge beaucoup ses cellules (p) dans le sens radial, formant autour de la stèle une assise en palissade assez caractéristique.

Plus tard, il se fait de nouveaux tubes criblés. Généralement, ces tubes se trouvent situés en dedans des premiers, et séparés d'eux par une ou deux cellules libériennes. Pour chaque faisceau libérien, il se développe ainsi d'ordinaire deux nouveaux tubes criblés placés côte à côte, et pendant que ces seconds tubes criblés acquièrent leur différenciation maximum, les quatre ou cinq cellules accolées à leurs faces internes se cloisonnent simultanément pour donner à leur tour de nouveaux tubes criblés et des cellules annexes.

Pendant ce temps, les premiers tubes criblés se comportent diversement; parfois ils subsistent et peuvent être distingués longtemps. Souvent ils s'oblitèrent plus ou moins complètement, et, dans les cas extrêmes, ils ne sont plus indiqués que par un faible épaississement formé par la réunion des parois des cellules qui se sont rapprochées en les comprimant entre elles.

Polygonum Bistorta (fig. 9, Pl. XII). — Sous la coiffe, la portion interne de la racine se divise en deux régions assez distinctes, l'une centrale formée de cellules petites, parmi lesquelles se trouvent çà et là quelques cellules de grande taille et plus ou moins arrondies, l'autre périphérique composée de deux assises à cellules un peu plus grandes et allongées dans le sens radial. De ces deux assises, l'externe est l'endoderme qui se montre dédoublé par places, ce qui lui donne une certaine irrégularité. Peu à peu les cellules endodermiques se disposent en une assise continue assez régulière présentant des plissements très nets plus tard, tandis que les cellules provenant des dédoublements primitifs se rangent en dehors de l'assise plissée et demeurent petites, irrégulièrement intercalées entre les cellules beaucoup plus grandes de l'assise sus-endodermique.

Les premiers tubes criblés se différencient en six points également espacés et acquierent, lors de leur différenciation maximum, un aspect bien marqué. De forme pentagonale ou hexagonale, ils sont intercalés entre deux cellules péricycliques plus larges que les autres. Parfois la cellule qui est accolée en dedans du premier tube criblé est carrée et de petite taille (*a*); d'autres fois, elle est pentagonale et de taille semblable aux cellules voisines. En avançant en âge, ces premiers tubes criblés s'arrondissent légèrement, puis la cellule qui est en dedans du tube criblé, séparée de lui par la cellule carrée ou pentagonale que nous venons de mentionner, évolue à son tour en tube criblé. Quand le second tube criblé possède sa différenciation maximum, la différenciation du premier tube est atténuée au point de ne plus

se laisser reconnaître ; la différenciation maximum du second tube n'est d'ailleurs jamais aussi accentuée que celle du premier. Souvent les trois éléments en file radiale : premier tube criblé, cellule carrée, deuxième tube criblé, présentent à cette époque du développement une coloration et un épaississement de leur paroi presque semblables, l'une et l'autre étant plus marqués que chez les cellules voisines.

De part et d'autre du premier tube criblé, il se fait aussi plus tard d'autres tubes criblés qui sont au contact de l'assise péricyclique et séparés du premier tube par une cellule libérienne. Ces nouveaux tubes résultent du cloisonnement oblique de la cellule accolée à la cellule annexe du premier tube criblé. Or, suivant que c'est la cellule fille de droite ou de gauche qui évolue en tube criblé, ce dernier est séparé du premier tube par une ou par deux cellules libériennes.

Protéacées. — *Grevillea robusta.* — La stèle est assez homogène avec assise périphérique bien distincte par la taille beaucoup plus grande de ses cellules. Quand les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent, l'assise péricyclique est simple dans toute son étendue, mais bientôt, vis-à-vis de chaque tube criblé, elle se dédouble partiellement. Tantôt une seule, tantôt plusieurs cellules du péricycle se dédoublent et souvent ces cellules dédoublées sont contiguës aux cellules péricycliques qui emboîtent le premier tube criblé et demeurent simples. Au point de vue du nombre et de la position de ces cellules péricycliques dédoublées, la plus grande diversité peut être observée. La direction du cloisonnement de la cellule mère n'est pas plus constante ; aussi quelquefois le premier tube criblé a la forme losangique typique ; mais souvent il présente la forme des cellules voisines. Ces premiers tubes criblés conservent très longtemps leur taille et leur forme primitives ; on peut les reconnaître encore aisément après l'apparition des formations secondaires.

A un état plus avancé, des cellules mères situées en dedans

du bois se cloisonnent pour donner des tubes criblés et des cellules annexes ; il en résulte la formation d'îlots criblés entourés d'assises génératrices qui se mettent à fonctionner.

Banksia verticillata (fig. 10, Pl. XII). — Dans cette plante, les premières phases de la formation du faisceau libérien sont assez semblables à ce que nous venons de décrire chez le *Grevillea robusta*. La stèle présente d'abord quelques cellules plus grandes que les autres, disposées çà et là dans la région centrale ; l'assise péricyclique est bien distincte par la grandeur de ses éléments et surtout par leur allongement radial contrastant avec l'aplatissement radial des cellules de l'endoderme. Les premiers tubes criblés nés par le cloisonnement de leur cellule mère atteignent leur différenciation maximum vers la base de la coiffe. Ces tubes criblés sont au nombre de quatre également espacés ; leur forme est quadrangulaire avec intercalation régulière, à l'extérieur entre deux cellules péricycliques, vers l'intérieur entre deux cellules annexes. La direction du cloisonnement de la cellule mère n'est pas constante ; aussi rencontre-t-on assez souvent des tubes criblés ne possédant pas cette forme quadrangulaire typique. Dans la même coupe (fig. 10), on voit deux premiers tubes criblés typiques (t, t) et deux autres premiers tubes de forme pentagonale (t^1, t^1). Ces derniers sont intercalés régulièrement entre deux cellules péricycliques, mais ils sont entourés vers l'intérieur par trois cellules libériennes. La taille de ces tubes criblés pentagonaux surpasse celle des tubes quadrangulaires. Les deux cellules péricycliques adossées au tube criblé sont notablement élargies (p, p).

CUPULIFÈRES. — *Quercus polymorpha* (fig. 11, Pl. XII). — Sous la coiffe, au niveau où son épaisseur atteint encore quatre ou cinq assises concentriques, la limite de l'écorce et de la stèle est très nettement tracée par une ligne foncée qui correspond à un épaississement des membranes un peu plus accentué. En dehors de cette ligne circulaire très régulière, les cellules de l'écorce interne se divisent activement

et sont encore très aplaties radialement. Toute la stèle forme une plage homogène composée de cellules isodiamétriques, sauf vers la périphérie où les cellules sont un peu plus grandes et plus ou moins régulièrement rectangulaires. Ces cellules se cloisonnent bientôt tangentiellement, de telle sorte que le péricycle est dédoublé de très bonne heure.

Les premiers tubes criblés (t^1) sont nombreux; ils sont séparés généralement de l'endoderme (e) par deux assises péricycliques (p, p'), mais parfois le péricycle a continué son cloisonnement et il y a trois assises péricycliques (p, p', p''). Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent dans une direction quelconque, comme les autres cellules de la stèle; aussi les premiers tubes criblés ne peuvent-ils être sûrement reconnus que quand ils acquièrent leur différenciation maximum. Leur forme pentagonale ou hexagonale est assez irrégulière et généralement allongée dans le sens radial. De chaque côté du premier tube criblé, il se fait pour chaque faisceau, un autre tube criblé séparé du premier par un nombre variable de cellules libériennes. Il y en a souvent une seule, mais souvent aussi il y en a deux ou trois et parfois même davantage. En général, le premier tube criblé de chaque faisceau a une plus grande taille que les autres tubes criblés qui se différencient comme lui au contact du péricycle. Ultérieurement, apparaissent de nouveaux tubes criblés, en dedans des précédents.

JUGLANDACÉES. — *Juglans regia* (fig. 12, Pl. XII). — La stèle, entièrement homogène à l'origine, est facile à délimiter par suite de l'alternance très nette que présentent ses éléments périphériques avec les assises internes de l'écorce disposées en séries radiales régulières. Aucune différenciation spéciale ne permet d'indiquer la place des futurs faisceaux. Quand la cellule mère du premier tube criblé se cloisonne pour leur donner naissance, elle est séparée de l'endoderme par une seule assise péricyclique. Ce cloisonnement de la cellule mère n'a pas de direction particulière et le jeune tube qui en résulte ne se distingue point des autres cellules. Quand

il commence à subir sa différenciation maximum, ce qui a lieu au niveau où la coiffe présente trois assises concentriques, on voit qu'il a une forme pentagonale assez irrégulière (*t*). Généralement, il est allongé dans le sens radial, mais parfois, au contraire, il est élargi dans la direction tangentielle. Pendant que le premier tube se différencie, les cellules péricycliques qui lui sont superposées se dédoublent par une cloison tangentielle, ainsi d'ailleurs que la plupart des autres cellules péricycliques. On voit souvent ensuite la cellule péricyclique la plus voisine de l'endoderme se dédoubler à son tour de la même manière, ce qui nous donne alors trois assises péricycliques (p, p', p''). Ce dédoublement se fait d'ailleurs fort irrégulièrement; tantôt des deux cellules primitives qui sont superposées au premier tube criblé, une se divise une seule fois, tandis que l'autre se divise deux fois. De même, quand une seule cellule péricyclique est superposée au premier tube criblé, cette cellule se divise tantôt une fois, tantôt deux fois. Cette racine présente en général quatre premiers tubes criblés (*t*) correspondant à quatre faisceaux libériens. A côté de ces premiers tubes criblés, il en apparaît presque aussitôt de nouveaux et ceux-ci ont même irrégularité de forme que les premiers et occupent par rapport à eux une situation très variable. Parfois, de part et d'autre du premier, il se fait un nouveau tube séparé de lui par une ou deux cellules libériennes; d'autres fois il n'en apparaît que d'un seul côté. Ces nouveaux tubes criblés sont situés comme les premiers au contact du péricycle. Il arrive quelquefois que l'un de ces nouveaux tubes criblés touche directement le premier, de même qu'il peut se trouver séparé de lui par plus de deux cellules libériennes.

Pendant que s'accomplit cette différenciation, les cellules placées en dedans de ces tubes criblés se cloisonnent activement et forment un îlot d'éléments plus petits que les autres cellules de la stèle. C'est dans ces îlots correspondant aux faisceaux libériens que prennent naissance successive-

ment en dedans des précédents, les autres tubes criblés qui se différencient plus tard.

Aristolochiacées. — *Aristolochia Clematitis.* — La stèle comprend un grand nombre de cellules, à peu près toutes semblables entre elles, sauf l'assise péricyclique formée de cellules plus grandes et par cela même assez distincte. D'autre part la limite de la stèle est indiquée par la disposition en séries radiales des assises internes de l'écorce, et, même dans beaucoup des racines étudiées, l'endoderme était déjà pourvu de plissements, particularité due sans doute à ce que les racines considérées n'étaient pas, lors de leur récolte, en voie de croissance active.

Les premiers tubes criblés, au nombre de cinq, également espacés, acquièrent leur différenciation maximum seulement quand les faisceaux du bois ont déjà de quatre à sept vaisseaux bien différenciés, au-dessous de la base de la coiffe. C'est là encore une particularité due vraisemblablement à l'état de repos relatif des racines au moment de leur récolte. On ne peut pas reconnaître auparavant les premiers tubes criblés, car le cloisonnement de leur cellule mère a une direction quelconque et leur forme est semblable à celle des cellules voisines. Intercalés par leur angle externe entre deux cellules péricycliques demeurées simples, ils ont une taille un peu supérieure à celle des cellules qui sont accolées à leurs faces internes, mais ils ne demeurent pas longtemps dans cet état. Bientôt ils s'atrophient peu à peu, leur cavité prend une forme étoilée due à ce que chaque paroi du tube s'incurve vers le centre de sa cavité qui se réduit de plus en plus. Pendant ce temps, quelques-unes des cellules placées en dedans des cellules annexes se cloisonnent pour donner naissance à de nouveaux tubes criblés qui grandissent un peu; puis, le cloisonnement se continuant en dedans de ces derniers tubes, ils s'atrophient à leur tour, comprimés par les nouveaux venus. Ces tubes de la troisième assise libérienne comptée en partant du péricycle sont de grande taille ; il y en a un ou deux situés côte à côte dans chaque

faisceau auquel ils donnent un aspect tout à fait particulier.

RENONCULACÉES. — *Caltha palustris* (fig. 13, Pl. XII). — De très bonne heure, la stèle est hétérogène. Au niveau où la coiffe est épaisse de cinq assises concentriques, elle présente une région centrale formée de grandes cellules se continuant suivant cinq rayons équidistants où les cellules sont allongées radialement et diminuent de taille en s'éloignant du centre. Entre ces cinq rayons correspondant aux futurs faisceaux du bois, se trouvent des îlots de cellules plus petites correspondant aux futurs faisceaux libériens qui se trouvent ainsi circonscrits dès le début. La cellule mère du premier tube criblé grandit beaucoup et on peut la reconnaître facilement grâce à sa situation au milieu du bord externe de l'îlot et grâce à sa grande taille. Elle se divise bientôt par une cloison, quelquefois inclinée à 45° sur le plan diamétral, et le tube criblé est alors losangique (*t*) et régulièrement intercalé entre deux cellules péricycliques (*p*) et entre ses deux cellules annexes (*a*, *a*) qui deviennent à peu près semblables. Mais plus souvent, la cloison est dirigée autrement et le tube criblé n'a plus la forme typique. Parfois, la cloison est tangentielle ; alors le tube criblé (*t*[a]) est pentagonal, sa cellule sœur rectangulaire (*a*) est accolée à sa face interne, tandis que deux autres cellules libériennes emboîtent ses faces latérales, ses deux faces externes étant recouvertes par les deux cellules péricycliques (*p*). Quand ils possèdent leur différenciation maximum, ces premiers tubes criblés sont de grande taille, ils surpassent plus ou moins les cellules voisines et l'arrangement primitif est un peu troublé. Ils sont toujours intercalés par leur angle externe entre deux cellules péricycliques plus larges que les autres; les deux cellules accolées à leurs faces latérales, tout en restant moins grandes que les premiers tubes criblés, surpassent notablement les autres cellules de l'îlot libérien. La cellule sœur du tube criblé acquiert souvent un angle interne qui lui donne une forme pentagonale. Quelquefois même l'une des grandes cellules

appliquées sur ses faces latérales se divise par une cloison tangentielle, de telle sorte que le tube est entouré vers l'intérieur par quatre cellules libériennes.

A cette nouvelle cellule correspond bientôt une nouvelle face du tube criblé qui devient ainsi hexagonal (t^3). Cette disposition peut être obtenue aussi par l'intercalation progressive d'une cellule de l'îlot qui se place peu à peu entre l'une des cellules latérales et la cellule sœur et arrive à toucher le premier tube criblé qui lui présente aussitôt une petite face de contact. Il se peut, et cela est en rapport avec le diamètre de la racine considérée, que chaque faisceau libérien ne possède que ce premier tube criblé au contact du péricycle, mais souvent un autre tube criblé prend naissance de la même manière que le premier à sa droite ou à sa gauche, séparé de lui en général par deux cellules libériennes. Ainsi sur une coupe prise comme exemple, un seul des cinq faisceaux présente un second tube criblé. Ce second tube de forme pentagonale est inséré par son angle externe entre deux cellules péricycliques dont l'une est dédoublée par une cloison tangentielle, tandis que l'autre demeure simple. Cette dernière est d'ailleurs plus petite, surtout dans le sens tangentiel, que les cellules péricycliques qui emboîtent le premier tube criblé et dont l'une d'elles est sa voisine.

Généralement une autre cellule située plus près du centre évolue à son tour en tube criblé dans chaque faisceau. Cette cellule possède toujours une taille plus grande que celle des cellules qui l'entourent, mais elle offre dans sa situation quelques variations. Quelquefois cette cellule est placée exactement comme le second tube criblé du Blé, c'est-à-dire accolée aux faces internes des deux cellules annexes qui emboîtent le premier tube criblé de forme losangique.

D'autres fois, elle est séparée du premier tube par deux paires de cellules ; dans ce cas, le premier tube criblé est pentagonal avec angle interne et les deux cellules accolées à ses faces internes se sont divisées parallèlement à ses

faces. Les cribles sont disposés obliquement et percés uniformément dans toute leur étendue de nombreux trous très petits.

Helleborus niger (fig. 14, Pl. XII). — La stèle, assez homogène d'abord, se continue sans ligne de démarcation bien tranchée avec les assises internes de l'écorce. Les premiers tubes criblés acquièrent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe présente deux assises concentriques. Généralement au nombre de quatre, également espacés, ces premiers tubes ont la forme quadrangulaire avec la disposition typique, comme on le voit (*t*, fig. 14). Mais souvent, le premier tube est pentagonal ou hexagonal et son entourage est formé d'un plus grand nombre de cellules. La taille de ces tubes, quelle que soit leur forme, ne surpasse pas celle des autres cellules libériennes et est beaucoup plus faible que celle des cellules péricycliques. Les cellules péricycliques qui emboîtent les tubes criblés, au lieu d'être élargies tangentiellement, comme cela a lieu si fréquemment, sont allongées dans le sens radial et notablement plus grandes que les cellules intermédiaires de la même assise. Parfois, mais rarement, l'une de ces cellules péricycliques se dédouble (*p'*).

Il ne se fait pas de nouveaux tubes criblés de part et d'autre des premiers ; ceux qui apparaissent plus tard se différencient en dedans des premiers, et, suivant la disposition primitive, ils sont tantôt au contact des premiers tubes criblés et tantôt séparés d'eux par une des cellules de leur entourage. Au moment où ces seconds tubes criblés présentent leur différenciation maximum, l'endoderme a ses plissements fortement subérisés.

Aconitum variegatum. — L'assise péricyclique ne présente aucune différenciation par rapport aux autres cellules de la stèle. En même temps que les cellules mères des premiers tubes criblés, les cellules de la stèle qui les entourent se cloisonnent. Pour chacune de ces cellules la cloison est dirigée suivant la tangente à la circonférence qui aurait pour centre la cellule mère du premier tube criblé. Il en résulte

la production d'îlots de bonne heure différenciés par rapport au reste de la stèle et formés d'éléments plus petits.

Les premiers tubes criblés présentent leur différenciation maximum un peu au-dessous de la base de la coiffe. Ils ont assez souvent la forme losangique avec intercalation régulière entre deux cellules péricycliques d'une part, et deux cellules annexes d'autre part, mais ils présentent aussi une forme pentagonale ou hexagonale et sont entourés, vers l'intérieur, par plus de deux cellules libériennes. Leur taille diffère peu de celle des cellules qui les entourent. Le nouveau tube criblé qui se différencie ultérieurement est tantôt accolé à la face interne du premier tube, tantôt séparé de lui par une autre cellule. En tous cas, ces nouveaux tubes criblés ne se distinguent pas par leur forme des éléments qui sont autour d'eux. Leurs cellules mères ne présentent point de cloisonnement caractéristique.

BERBÉRIDACÉES. — *Lardizabala triternata*. — La stèle est assez homogène d'abord et son contour mal défini se confond facilement avec les assises corticales, d'autant plus qu'il n'est pas régulièrement circulaire. Les premiers tubes criblés se forment par le cloisonnement de leur cellule mère, mais comme ces cellules mères se confondent par la taille, ainsi que par la forme avec les cellules voisines; comme, d'autre part, leur cloisonnement ne présente aucune constance dans sa direction, il en résulte qu'on ne peut reconnaître les tubes criblés eux-mêmes qu'au moment où ils possèdent leur différenciation maximum. Cette différenciation a lieu profondément sous la coiffe, au niveau où cette coiffe présente quatre assises concentriques. Les premiers tubes criblés, au nombre de six, sont également espacés et l'on constate alors que plusieurs d'entre eux ont la forme losangique typique. Tantôt les deux cellules péricycliques qui emboîtent leur angle externe se dédoublent tangentiellement, tantôt elles restent simples. Sur une même coupe, on voit deux arcs péricycliques simples et quatre arcs péricycliques dédoublés. Plus tard, les cellules situées au contact des cellules annexes

se cloisonnent pour donner naissance à de nouveaux tubes criblés.

Nymphéacées. — *Nuphar luteum.* — Dans cette plante, la stèle présente avec l'écorce une différence des plus marquées car les assises internes de l'écorce sont disposées en files radiales très régulières. Les cellules mères se cloisonnent très tôt et les premiers tubes criblés qu'elles produisent acquièrent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe présente cinq assises concentriques. La forme de ces premiers tubes est d'ordinaire losangique avec intercalation régulière de part et d'autre, mais souvent elle est pentagonale ou hexagonale avec leur angle externe toujours intercalé entre deux cellules péricycliques. Leur taille est grande et surpasse parfois celle des cellules voisines. Dans beaucoup de cas l'on voit une de leurs cellules annexes se cloisonner radialement. Il y a en général dix premiers tubes criblés correspondant à autant de faisceaux libériens qui se trouvent très rapprochés les uns des autres, mais très inégalement d'ailleurs.

Quand le premier tube criblé est pentagonal, sa cellule sœur est souvent accolée à sa face interne et possède la forme quadrangulaire avec une taille petite. Cette disposition rappelle beaucoup celle que nous avons décrite chez d'autres plantes aquatiques appartenant aux Monocotylédones, telles que les Potamots. Les premiers tubes criblés conservent longtemps, sinon toujours, leur grand diamètre, bien que de nouveaux tubes se produisent plus tard en dedans d'eux.

Malvacées. — *Hibiscus Trionum* (fig. 15, Pl. XII). — L'assise péricyclique est bien distincte par la taille plus grande de ses cellules. En dedans d'elle, les cellules mères des premiers tubes criblés se divisent pour produire les tubes qui sont au nombre de trois dans l'exemple choisi. Sur ces trois tubes, l'un (*t*) est typique, régulièrement intercalé entre deux cellules péricycliques, l'autre (*t*') est rectangulaire et accolé par sa face externe à une seule cel-

lule péricyclique, le troisième (t^3) est pentagonal avec intercalation de son angle externe entre deux cellules péricycliques. Les cellules péricycliques demeurent simples et celles qui emboîtent les tubes ne présentent avec leurs voisines aucune différence. Toutes conservent leur grande taille, et plus tard, elles entourent le reste de la stèle d'une couronne qui se continue avec les assises corticales dont elle paraît faire partie. Le plus souvent, c'est la cellule située contre la face interne du premier tube qui évolue ultérieurement en second tube criblé.

Théacées. — *Marcgravia dubia.* — Le contour de la stèle est irrégulier dès le début de sa formation, et l'assise péricyclique n'est pas distincte des autres assises de la stèle. Ce contour présente quatre parties droites séparées par quatre parties courbes. Au milieu de chaque partie droite se trouve la cellule mère qui se divise par une cloison inclinée à 45°, sur le plan diamétral, pour donner naissance au premier tube criblé. Ce tube est losangique et profondément intercalé entre les deux cellules péricycliques. Il y a quatre de ces tubes qui montrent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe possède encore six assises concentriques.

Un peu plus tard, les cellules situées de part et d'autre des cellules annexes se cloisonnent à leur tour pour donner de nouveaux tubes criblés, qui se trouvent aussi au contact de l'assise péricyclique. Ces nouveaux tubes présentent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe a trois assises concentriques. Le contour de la stèle devient de plus en plus irrégulier, deux des premiers faisceaux criblés précédents s'écartent l'un de l'autre et un cinquième apparaît entre eux, indiqué au début par un premier tube criblé qui se forme de la même façon que les quatre précédents.

A la base de la coiffe, on trouve les premiers vaisseaux du bois en voie de différenciation, sur quatre points correspondant à l'alternance des quatre premiers faisceaux

libériens. Chaque faisceau du bois présente à ce niveau deux vaisseaux bien distincts; le cinquième faisceau du bois n'est pas encore distinct comme tel et ce n'est que plus tard, au niveau de la région pilifère, que le premier vaisseau de ce cinquième faisceau se différencie; il est d'ailleurs situé au milieu de l'espace compris entre les deux faisceaux libériens qui n'étaient encore séparés que par du conjonctif.

Dans d'autres racines, la forme de la stèle est plus ou moins rectangulaire, le nombre des premiers tubes criblés est plus grand sur les côtés allongés du rectangle et leur forme peut être aussi assez irrégulière.

Ruyschia clusiifolia. — Les cellules centrales de la stèle, comme celles de l'assise péricyclique, sont un peu plus grandes que les autres cellules de la stèle. Les premiers tubes criblés se forment aux dépens de leurs cellules mères ; ils ont la forme losangique caractéristique, mais par suite de modifications dans la direction du cloisonnement de leurs cellules mères, on observe assez souvent des variations de forme. Dans une coupe, par exemple, sur six premiers tubes criblés, il y en a trois pentagonaux entourés chacun par trois cellules libériennes sur leurs faces latérales et interne.

Il y a d'abord un seul de ces tubes par faisceau, mais au moment de leur différenciation maximum les cellules voisines se cloisonnent et donnent naissance à un autre tube criblé, accolé au péricycle comme le premier et séparé de lui par une cellule libérienne en général. Parfois les deux tubes criblés ainsi formés au dos de chaque faisceau sont au contact l'un de l'autre, mais ce cas est plus rare. Certains faisceaux possèdent trois premiers tubes criblés ainsi développés au contact du péricycle.

Quand ces tubes criblés ont acquis leur différenciation maximum, les premiers vaisseaux ligneux commencent à présenter une modification de leur membrane. Ensuite, les cellules voisines des tubes criblés se cloisonnent à leur tour

pour donner de nouveaux tubes, mais leur cloisonnement ne présente pas de disposition caractéristique.

EUPHORBIACÉES.—*Ricinus communis* (fig. 17, Pl. XIII).— La stèle est hétérogène au voisinage du sommet. Des cellules plus grandes forment ensemble une étoile à quatre branches correspondant aux futurs faisceaux ligneux. L'assise péricyclique, par la forme et la taille de ses cellules, sert de transition aux assises corticales internes. Toutefois la délimitation de la stèle est rendue facile, à première vue, par le dédoublement tangentiel de l'assise interne de l'écorce.

Les cellules mères des premiers tubes criblés se divisent, mais les cellules voisines se divisent aussi activement, ce qui fait qu'on ne peut pas reconnaître les tubes avant leur différenciation maximum, quand ils n'ont pas une forme caractéristique. Or, par suite de modifications fréquentes dans la direction de la cloison des cellules mères, ces tubes ont souvent une forme peu distincte de celle des cellules voisines.

Quelle que soit leur forme, les premiers tubes apparaissent généralement au nombre de deux pour chaque faisceau libérien. Ils peuvent être inégalement espacés ; parfois ils sont séparés par deux cellules libériennes, quelquefois même par un plus grand nombre, mais le plus souvent les deux tubes sont séparés par une seule cellule. Ainsi sur la coupe qui a été photographiée, on voit que dans les quatre faisceaux libériens qu'elle possède les tubes criblés sont séparés l'un de l'autre par une cellule libérienne seulement. Dans le faisceau qui est à gauche de la figure, les deux premiers tubes (t, t) sont losangiques avec intercalation régulière typique. Dans le faisceau situé en bas de la figure, les deux premiers tubes (t^1, t^1) ont une forme pentagonale allongée radialement et l'un d'eux a son angle externe intercalé entre deux cellules péricycliques, tandis que l'autre a une face externe accolée au milieu de la cellule péricyclique voisine; le premier a sa cellule sœur accolée à sa face interne. Dans le troisième faisceau qui se trouve

à droite, les deux tubes (t^2, t^3) ont une forme pentagonale assez régulière et tous deux ont leur angle externe intercalé entre deux cellules péricycliques. Enfin, dans le quatrième faisceau, les deux tubes sont encore pentagonaux, mais seul le tube (t^4) a sa cellule sœur accolée à sa face interne. Le péricycle demeure simple, en général, mais certaines de ses cellules peuvent se dédoubler parfois.

Flacourtiacées. — *Kiggelaria africana* (fig. 32, Pl. XIV). — La stèle assez étroite est très homogène au voisinage du sommet ; elle se compose de quatre ou cinq assises se continuant presque sans transition avec l'écorce par l'assise péricyclique dont les cellules sont toutefois un peu élargies dans le sens tangentiel. Certaines de ces cellules péricycliques se dédoublent par une cloison tangentielle. A ce moment, les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent pour donner naissance aux premiers tubes qui se trouvent justement situés en face des cellules péricycliques dédoublées. Il y a trois premiers tubes équidistants, un pour chaque faisceau libérien ; leur taille est égale à celle des cellules qui les entourent, mais leur forme est assez variable.

Par suite du cloisonnement irrégulier des cellules mères, les premiers tubes sont parfois rectangulaires, et le plus souvent pentagonaux, et même quelquefois presque circulaires. Le dédoublement des cellules péricycliques superposées aux tubes criblés ne se fait pas avec une régularité complète. Ainsi, tandis que les deux cellules péricycliques superposées au tube (t^1, fig. 32) sont dédoublées, une seule des deux cellules superposées aux tubes (t^2 et t^3) a subi ce dédoublement.

Passifloracées. — *Passiflora triloba* (fig. 16, Pl. XII). — L'assise péricyclique a ses cellules un peu élargies tangentiellement, ce qui permet de la distinguer du reste de la stèle, où les cellules sont isodiamétriques. Les premiers tubes criblés naissent à la façon ordinaire par cloisonnement de leurs cellules mères. Ce cloisonnement est assez régulier.

Ces tubes acquièrent leur différenciation maximum à la base même de la coiffe ; leur forme est losangique souvent, mais parfois aussi pentagonale ou hexagonale. Dans la coupe choisie, il y a trois premiers tubes criblés correspondant à trois faisceaux libériens : l'un de ces tubes (t) est losangique, l'autre (t^1) est pentagonal, et le troisième (t^2) est hexagonal. Tous d'ailleurs ont leur angle externe intercalé entre deux cellules péricycliques. Ces deux cellules présentent généralement une taille plus grande que les autres cellules péricycliques.

Violacées. — *Viola odorata.* — La stèle a la forme d'une ellipse et ses éléments sont un peu allongés dans le sens de son plus grand diamètre. L'assise péricyclique est formée de cellules plus grandes que les autres cellules de la stèle et assez semblables à celles de l'écorce pour qu'il soit nécessaire de constater l'alternance quand on veut délimiter l'écorce.

C'est à chaque extrémité du petit diamètre de la stèle, au contact de l'assise péricyclique, que se différencie le premier tube criblé. En prenant sa différenciation maximum, ce tube grandit de façon à surpasser notablement la taille des cellules voisines. Sa forme est hexagonale et tend à s'arrondir plus ou moins. Au début de sa formation, ce premier tube criblé ne se distingue par aucun caractère des autres éléments ; quelquefois cependant sa cellule mère se cloisonne tangentiellement de telle façon que sa cellule sœur est superposée exactement à sa face interne et cette disposition permet de le reconnaître beaucoup plus tôt. Ultérieurement, les cellules du péricycle grossissent beaucoup, surtout dans les portions comprises entre les faisceaux ligneux ; le premier tube criblé, au contraire, se rétrécit un peu, tandis qu'en dedans de lui apparaissent de nouveaux tubes criblés. Généralement, c'est la cellule accolée à la face interne du premier tube qui évolue en tube criblé et les cellules situées de part et d'autre de celle-ci évoluent de la même manière. On a alors trois nouveaux

tubes criblés disposés côte à côte en ligne tangentielle en dedans du premier. Ces nouveaux tubes sont un peu plus petits que les premiers au moment de la différenciation maximum et leur forme est presque circulaire. Plus tard, le cloisonnement des éléments qui avoisinent ces tubes ayant été très actif, il apparaît d'autres tubes criblés non seulement en dedans, mais aussi à droite et à gauche des précédents, et le faisceau libérien devient très large.

Crucifères. — *Raphanus sativus* (fig. 18, Pl. XIII).— La stèle est petite et formée de cellules assez grosses semblables entre elles, sauf la cellule centrale qui est plus grande et de forme plus ou moins arrondie. L'assise péricyclique présente des cellules aussi longues que larges et de taille supérieure à celle des autres cellules de la stèle. La cellule mère du premier tube criblé se divise par une cloison tangentielle de façon à donner une cellule sœur accolée à la face interne du tube criblé, disposition que nous avons signalée déjà chez le *Trapa natans* par exemple. Le premier tube criblé de forme pentagonale (*t*) est intercalé par son angle externe entre deux cellules péricycliques (*p*, *p*); à ses faces latérales sont accolées deux cellules libériennes, et sur sa face interne sa cellule sœur (*a*) a souvent une forme rectangulaire. Parfois la cellule sœur est pentagonale et son angle interne est emboîté par deux cellules. Quand le premier tube possède sa différenciation maximum, il présente un certain allongement dans le sens radial, les deux cellules péricycliques qui l'emboîtent sont notablement élargies par rapport aux autres qui sont longues et étroites; les deux cellules latérales ont pris un grand accroissement, et le faisceau libérien à ce moment est constitué ainsi : un premier tube criblé pentagonal à angle externe, une cellule sœur rectangulaire ou pentagonale superposée à sa face interne, et deux cellules latérales très grandes (*a'*, *a'*) emboîtant les précédentes à droite et à gauche.

Quand la cellule sœur est rectangulaire, elle présente d'ordinaire accolée à sa face interne une cellule pentagonale

aplatie radialement sur les côtés de laquelle s'appliquent les deux cellules latérales très grandes. Dans cette dernière disposition, les cinq éléments : tube criblé, cellule sœur, cellule interne et cellules latérales, forment un îlot qui paraît résulter des divisions successives d'une cellule mère primitive et paraît être l'équivalent des quatre éléments : tube criblé, cellule sœur et cellules latérales, du faisceau précédent. La différence entre ces deux faisceaux tient à ce que la cellule sœur est restée indivise dans le premier, tandis qu'elle s'est dédoublée par une cloison tangentielle dans le second. On peut d'ailleurs trouver ces deux aspects sur la même racine à différentes hauteurs et quelquefois sur la même coupe.

Il y a deux premiers tubes criblés situés aux extrémités d'un même diamètre et correspondant aux deux faisceaux libériens que possède la racine du Radis. La différenciation maximum de ces premiers tubes se fait au niveau où la coiffe possède deux assises concentriques. A ce moment, de part et d'autre de la grande cellule axile, suivant une ligne perpendiculaire à la ligne qui joint les deux premiers tubes criblés, les cellules grandissent notablement et commencent à se différencier en vaisseaux qui se trouvent disposés en une bande diamétrale (*v*).

Le second tube criblé qui apparaît se différencie en dedans de la cellule sœur et est situé symétriquement par rapport au premier. L'aspect que présente le faisceau libérien à cette phase du développement, et même depuis l'origine, est tout à fait caractéristique de cette plante. Les cellules situées de part et d'autre de l'îlot primitif se cloisonnent et ultérieurement apparaissent de nouveaux tubes criblés qui élargissent le faisceau libérien, mais sont séparés de l'endoderme par plusieurs assises.

Géraniacées. — *Geranium reflexum* (fig. 19, Pl. XIII). — L'assise péricyclique paraît au premier abord faire partie de l'écorce; ses cellules ont une taille double de celle des autres cellules de la stèle et la ligne de séparation est plus

marquée en dedans qu'en dehors de cette assise, l'alternance étant d'ailleurs aussi complète en dedans qu'en dehors. Une file diamétrale de cellules plus grandes se voit en outre de très bonne heure (*v*); elle est le premier indice des faisceaux ligneux. C'est aux extrémités du diamètre perpendiculaire à cette file que se trouvent les cellules mères des premiers tubes criblés. Il y a deux premiers tubes criblés correspondant au milieu des deux faisceaux libériens que doit posséder la racine. Ces premiers tubes acquièrent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe présente trois assises concentriques. Puis, très rapidement de part et d'autre, il se différencie d'autres tubes criblés de telle sorte que, au niveau où la coiffe a encore deux assises concentriques, chaque faisceau libérien possède quatre à cinq tubes (*t*) criblés à la phase de la différenciation maximum et séparés l'un de l'autre par une, deux, trois ou quatre cellules libériennes. Ces tubes criblés ont la forme et la taille des cellules qui les séparent; ce n'est que çà et là qu'on en rencontre possédant la forme losangique typique. Ils ont leur angle externe intercalé assez régulièrement entre deux cellules de l'assise péricyclique (*p*).

L'assise péricyclique a ses cellules un peu plus grandes dans les portions correspondant aux faisceaux du bois ; elle demeure en général simple dans toute son étendue, mais parfois on observe le dédoublement de l'une ou des deux cellules qui emboîtent un des premiers tubes criblés (p^1, p').

C'est au niveau où la coiffe présente deux assises concentriques que les premiers tubes criblés ont leur plus grand diamètre et prennent une forme presque circulaire; plus tard, quand de nouveaux tubes criblés se différencient aux dépens des cellules de l'assise située en dedans des premiers tubes criblés, ceux-ci se rétrécissent peu à peu, mais on peut les distinguer longtemps encore, quoique plus ou moins atrophiés par suite du cloisonnement de l'assise péricyclique qui fonctionne comme assise génératrice externe.

Sur une racine de plus grand diamètre, on peut trouver

trois faisceaux libériens alternes avec trois faisceaux ligneux, et le nombre des premiers tubes criblés peut être moins élevé dans chaque faisceau.

Sapindacées. — *Cupania canescens*. — Autour d'une stèle homogène se trouvent les cellules mères des premiers tubes criblés qui se cloisonnent dans des directions variables. Au même moment, l'assise péricyclique se dédouble par des cloisons tangentielles, mais irrégulièrement, de telle sorte que certains tubes criblés sont séparés de l'endoderme par deux assises péricycliques, tandis que d'autres en sont séparés seulement par une seule. Les premiers tubes criblés ne peuvent être reconnus que quand ils ont atteint la phase de différenciation maximum, ce qui a lieu au-dessous de la base de la coiffe. Il y a d'ordinaire deux faisceaux libériens, mais ils sont très larges et chacun d'eux présente quatre ou cinq premiers tubes criblés qui se développent successivement au contact du péricycle.

Polygalacées. — *Polygala myrtifolia*. — L'assise péricyclique est formée de cellules de même taille que celles de l'endoderme, mais un peu moins élargies dans le sens tangentiel. Les autres cellules de la stèle sont plus petites, sauf celles de la région centrale qui ont même taille que les cellules péricycliques. Il se forme d'abord, à la façon habituelle, un premier tube criblé à chaque extrémité d'un même diamètre, puis, de part et d'autre de ce premier tube, il en apparaît un autre, et, plus tard, il s'en fait de nouveaux à droite et à gauche de ceux-ci. Vers la base de la coiffe, il y a d'ordinaire, pour chacun des deux faisceaux libériens que possède cette racine, trois tubes criblés à la phase de différenciation maximum. Ces tubes auparavant ne peuvent pas être reconnus, car leur taille et leur forme sont semblables à celles des cellules voisines, et ce n'est que çà et là qu'on en rencontre qui présentent la forme losangique et l'intercalation typique entre deux cellules péricycliques et deux cellules annexes. Avant que les tubes criblés qui doivent se développer au contact du péricycle, de part et

d'autre des premiers, se soient différenciés, certaines cellules de la région médiane du faisceau libérien situées en dedans des premiers tubes évoluent en tubes criblés, de telle sorte que la différenciation du faisceau libérien marche plus vite dans le sens radial que dans le sens tangentiel.

Plus tard, quand l'assise génératrice commence à fonctionner, les premiers tubes criblés s'atrophient un peu, leur cavité se rétrécit, mais longtemps on peut les reconnaître à la forme étoilée que prend leur cavité sous la pression des éléments qui les entourent.

LÉGUMINEUSES. — *Acacia lophantha.* — La stèle est assez homogène d'abord et les cellules de l'assise péricyclique un peu allongées radialement se distinguent très aisément des assises corticales internes dont les cellules sont aplaties radialement. Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent sans présenter dans la direction de leur cloisonnement une constance régulière. On ne peut distinguer lors de leur formation ces premiers tubes criblés par des caractères spéciaux, et quand ils ont acquis leur différenciation maximum on voit que le plus souvent ils sont pentagonaux ou hexagonaux comme les autres cellules libériennes.

Leur taille est également semblable à celle de ces cellules. Toutefois, il n'est pas rare de rencontrer un premier tube criblé typique par sa forme quadrangulaire et son intercalation régulière. C'est au niveau où la coiffe a quatre assises concentriques que les premiers tubes criblés présentent leur différenciation maximum. De part et d'autre de chaque premier tube, il se différencie un peu plus tard un autre tube placé comme le premier au contact de l'assise péricyclique et présentant lors de sa différenciation maximum une taille et une forme comparables à celles du premier. Cela donne pour chaque faisceau libérien trois tubes criblés séparés l'un de l'autre par deux cellules le plus souvent. Pendant l'évolution de ces tubes criblés, les cellules péricycliques qui les touchent se divisent parfois par une cloison tangentielle. Par exemple, sur quatre faisceaux libériens que

possède d'ordinaire cette racine, on verra sur la même coupe deux faisceaux en face desquels le dédoublement s'est produit pendant que l'assise péricyclique est demeurée simple en face des deux autres. D'ailleurs, quand il s'effectue en face d'un faisceau, ce dédoublement peut n'affecter que les cellules contiguës à deux ou à un seul des tubes criblés de ce faisceau.

Il se fait ultérieurement d'autres tubes criblés à côté des précédents, ce qui a pour effet d'élargir beaucoup le faisceau libérien. C'est une particularité de cette racine de présenter des faisceaux libériens si larges qu'ils ne laissent entre eux qu'un étroit espace occupé par chacun des quatre faisceaux ligneux.

Faba vulgaris (fig. 20, Pl. XIII). — La limite entre la stèle et l'écorce est peu marquée et la sériation radiale des cellules corticales est presque le seul caractère qui permette de les séparer l'une de l'autre. En dedans de l'assise péricyclique unique se développent les premiers tubes criblés par cloisonnement de leur cellule mère. Il apparaît d'ordinaire un premier tube criblé correspondant au milieu du bord externe du faisceau libérien, puis de part et d'autre de ce premier tube un autre tube criblé séparé du premier par une ou plusieurs cellules libériennes. Parfois il apparaît dès le début deux premiers tubes criblés situés côte à côte; d'autres fois il ne se fait que deux premiers tubes séparés l'un de l'autre par une ou plusieurs cellules libériennes. On peut rencontrer sur une même coupe ces différentes dispositions.

La taille de ces tubes criblés est égale ou un peu supérieure à celle des cellules voisines; leur forme est irrégulière, un peu allongée suivant le sens radial, avec un grand nombre de faces, six et davantage, et des angles plus ou moins arrondis.

Les autres tubes criblés se forment ensuite en dedans des premiers, soit à leur contact, soit séparés d'eux par une cellule libérienne, et, plus tard, ceux qui se forment aux

dépens des tissus secondaires naissent par le cloisonnement en forme de Y de leurs cellules mères.

ROSACÉES. — *Fragaria vesca* (fig. 21, Pl. XIII). — Dans la racine de cette plante, la stèle est traversée dès le début par une bande diamétrale formée de cellules un peu plus grandes qui sont la première indication des vaisseaux du bois. L'assise péricyclique est bien distincte du reste de la stèle par la taille plus grande de ses cellules. En dedans d'elle, dans les deux régions correspondant aux futurs faisceaux libériens, on voit une dizaine de cellules allongées radialement et à peu près semblables entre elles. Celle qui est au milieu de l'arc ainsi formé est la cellule mère du premier tube criblé. Elle se cloisonne d'ordinaire tangentiellement pour produire un tube criblé de forme pentagonale. Ce tube est tantôt inséré par son angle externe entre deux cellules péricycliques, tantôt accolé à la face interne d'une seule cellule péricyclique qui lui est superposée.

En général, les cellules péricycliques qui emboîtent le tube criblé sont plus grandes que les autres, surtout plus larges. C'est au niveau où la coiffe possède deux assises concentriques que les premiers tubes criblés ont leur différenciation maximum.

Dans d'autres racines de la même plante, le nombre des faisceaux libériens est souvent de trois et l'aspect de la stèle se trouve modifié, mais dans chaque faisceau les premiers tubes criblés se comportent de la même façon (fig. 21).

VITACÉES. — *Vitis rupestris* (fig. 22, Pl. XIII). — La stèle ronde est formée de cellules qui se divisent activement vers la périphérie. L'assise péricyclique est distincte des autres assises de la stèle par sa régularité et la taille plus grande de ses cellules ; elle se sépare aussi nettement de l'écorce par l'alternance qu'elle présente avec les deux assises corticales internes disposées en séries radiales. Les cellules péricycliques ne tardent pas à se diviser par une cloison tangentielle et les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent en même temps. Ces cellules mères ne se

distinguent pas des autres cellules et leur cloisonnement se fait dans une direction quelconque. Les premiers tubes criblés qui résultent de ce cloisonnement ne diffèrent au début des cellules voisines, ni par la forme, ni par la taille, et ce n'est que quand ils acquièrent leur différenciation maximum qu'on peut les reconnaître.

Si on considère la stèle de cette plante un peu avant la différenciation des premiers tubes criblés, on remarque que les cellules de sa région périphérique sont toutes à peu près semblables par la taille et la forme polygonale plus ou moins régulière. En suivant toutes les phases du développement à partir de ce moment, on constate que certaines de ces cellules acquièrent des propriétés particulières et évoluent directement en tubes criblés, tandis que d'autres deviennent des vaisseaux, etc. On peut donc dire que ces tubes criblés ont un développement direct au même titre que les vaisseaux. C'est en faisant cette constatation que j'ai décrit autrefois le mode de formation des premiers tubes criblés dans la racine de la Vigne. En admettant la même autonomie pour les cellules, à l'état où elles ne présentent encore aucune différenciation, j'avais assimilé la transformation d'une cellule jeune en tube criblé à la transformation d'une autre cellule jeune en vaisseau, par exemple, et j'avais admis le développement direct pour l'un comme pour l'autre. Maintenant, après les recherches comparatives faites sur un grand nombre de plantes, je crois que cette interprétation doit être modifiée. Nous avons trouvé des exemples où tous les premiers tubes criblés sont bien différenciés, dès leur apparition, par leur forme, aussi bien que par leur taille et leur disposition. Dans d'autres racines, quelques-uns des premiers tubes ne présentent pas ces caractères qui sont bien marqués chez la plupart des autres. Enfin, il est des plantes où cette différenciation primitive n'est présentée que par un petit nombre des premiers tubes, ou paraît même ne pas se manifester, ce qui a lieu dans la Vigne par exemple. On peut donc trouver tous les intermédiaires

entre le premier tube criblé du Blé et celui de la Vigne.

De forme généralement pentagonale, plus ou moins allongée radialement, les premiers tubes criblés sont tantôt insérés par leur angle externe entre deux cellules péricycliques, tantôt accolés par leur face externe au milieu d'une seule cellule péricyclique. Ils apparaissent en nombre assez variable. Souvent il y en a un seul pour chacun des deux faisceaux libériens ; et successivement de part et d'autre de ce premier tube il s'en différencie de nouveaux, ce qui porte à cinq le nombre des premiers tubes sous-péricycliques présentés par chaque faisceau. Mais il est fréquent de constater une inégalité dans le développement des deux faisceaux libériens. C'est ainsi que dans la coupe représentée (fig. 22), le faisceau supérieur montre un seule tube (*t*) bien différencié, tandis que dans l'autre faisceau il y a déjà deux tubes (t^1, t^1) bien différenciés et séparés l'un de l'autre par deux cellules libériennes. Quand chaque faisceau possède de cinq à sept premiers tubes criblés sous-péricycliques et séparés l'un de l'autre par une ou plusieurs cellules libériennes, les nouveaux tubes criblés qui se forment apparaissent en dedans des premiers. Ces nouveaux tubes sont soit au contact des premiers, soit séparés d'eux par une ou plusieurs cellules, et, au moment de leur différenciation maximum, ils sont de forme polygonale assez régulière sans allongement radial.

SAXIFRAGACÉES. — *Saxifraga pentadactylis.* — La stèle est formée de cellules semblables entre elles, à l'exception de l'assise péricyclique dont les cellules sont plus grandes. En dedans de cette assise, les cellules mères, au nombre de trois le plus souvent, également espacées, se cloisonnent pour donner naissance aux tubes criblés. Quelquefois le premier tube criblé est losangique, d'autres fois il est de forme pentagonale. Sur la coupe choisie comme exemple, un des tubes est losangique avec intercalation régulière, les deux autres sont pentagonaux.

En même temps que se fait l'évolution de ces premiers

tubes, les cellules péricycliques se cloisonnent, mais partiellement. Une seule des deux cellules péricycliques superposées aux premiers tubes se dédouble tangentiellement; l'autre reste indivise, ainsi que ses voisines.

La taille des premiers tubes criblés est peu différente de la taille des éléments qui les entourent. Parfois une ou plusieurs cellules péricycliques voisines de celles qui sont superposées aux tubes criblés peuvent aussi subir ce dédoublement tangentiel.

Onothéracées. — *Onothera fruticosa* (fig. 23, Pl. XIII). — L'assise péricyclique a ses cellules plus grandes que les autres cellules de la stèle qui sont toutes semblables dans toute son étendue, et cette différence de taille s'accentue encore pendant les premières phases du développement de la stèle. Les cellules mères des premiers tubes criblés se reconnaissent assez facilement par leur taille double de celle des cellules voisines, et par leur forme assez régulièrement polygonale. Elles commencent à se cloisonner au niveau où la coiffe présente trois assises concentriques. Leur cloisonnement est régulier, et donne naissance à des tubes criblés losangiques avec intercalation typique (*t*). Il y a un assez grand nombre de premiers tubes criblés, et généralement ce nombre ne correspond pas à un même nombre de faisceaux libériens; il est d'ordinaire plus élevé. Ainsi, par exemple, la coupe photographiée possède sept premiers tubes (t, t^1), tandis qu'elle a cinq faisceaux libériens seulement; cela tient à ce que dans deux de ces faisceaux (f^1,f^3) un autre tube criblé s'est différencié très peu de temps après le premier, se trouvant séparé de lui par deux ou trois cellules. Quelquefois, par suite d'un changement dans la direction du cloisonnement, le premier tube criblé est de forme pentagonale (t^1). La taille des premiers tubes est un peu inférieure à celle des cellules voisines.

Vers le moment où se fait la division des cellules mères, les cellules péricycliques qui emboîtent les tubes criblés se dédoublent par une cloison tangentielle; parfois une seule

des deux cellules se dédouble ainsi, l'autre demeure indivise. Ce dédoublement porte surtout sur les cellules contiguës aux tubes criblés, mais il peut aussi affecter d'autres cellules. La différenciation maximum des premiers tubes criblés a lieu au-dessous de la base de la coiffe.

Un peu plus tard, les cellules placées de part et d'autre des cellules annexes deviennent cellules mères et se cloisonnent deux fois successivement, mais sans changer sensiblement de forme, de telle sorte que l'on peut suivre encore longtemps après le contour de cette cellule qui limite trois cellules filles. De ces cellules filles, l'une évolue en tube criblé, les autres lui servent de cellules annexes. Les deux cloisons qui ont partagé la cellule forment un Y tout à fait caractéristique et qui peut servir à faire reconnaître les tubes criblés de la plupart des tissus secondaires avec autant de certitude que la disposition losangique permet de reconnaître les premiers tubes criblés.

Les premiers tubes criblés conservent longtemps leur forme primitive, et sur des coupes présentant huit assises de formation secondaire on les voit encore avec leur taille et leur forme primitives.

A ce moment ont apparu les tubes criblés, qui dans cette espèce existent dans la moelle. Certaines cellules du conjonctif situées à égale distance du centre et du péricycle se cloisonnent deux fois successivement, suivant deux directions disposées en Y, et donnent naissance à autant de tubes criblés accompagnés de deux cellules annexes.

Epilobium hirsutum (fig. 24, Pl. XIII). — Sous la coiffe, la stèle est formée de cellules assez semblables entre elles, un peu plus grandes dans la région centrale, un peu allongées radialement dans l'assise péricyclique (*p.*). La limite avec l'écorce est très nette, grâce à la disposition radiale avec méats quadrangulaires des assises corticales internes.

En dedans de cette assise, on voit naître les premiers tubes criblés par le cloisonnement plus ou moins régulier de leurs cellules mères. Ces tubes (*t*) naissent, au nombre

de deux par faisceau, séparés entre eux souvent par deux, quelquefois par trois ou quatre cellules libériennes. Les cellules péricycliques au nombre de deux qui séparent les angles externes des deux tubes criblés, sont d'ordinaire un peu plus grandes que les autres, et un peu allongées dans le sens radial. Il arrive même que les tubes criblés sont séparés par une seule cellule péricyclique qui a une très grande taille et s'avance vers le centre, dépassant même notablement les faces latérales de ces tubes. Les premiers tubes criblés ont généralement la forme quadrangulaire avec intercalation régulière entre deux cellules péricycliques et deux cellules annexes; parfois, ils ont la forme pentagonale (t^1) et leur cellule sœur (a) est accolée à leur face interne. Quelle que soit sa forme, le premier tube criblé demeure toujours plus petit que les éléments qui l'entourent. La différenciation maximum a lieu au niveau où la coiffe présente trois assises concentriques.

Ensuite, on voit entre les faisceaux libériens une cellule située au contact de l'assise péricyclique qui grandit beaucoup avant que sa paroi accuse une modification sensible. Cette grande cellule est l'ébauche du premier vaisseau du bois. Quelquefois, il peut se faire d'autres tubes criblés au contact du péricycle, mais d'ordinaire les nouveaux tubes se différencient en dedans des cellules annexes. Certaines cellules placées tantôt au contact l'une de l'autre, tantôt plus ou moins espacées, prennent successivement deux cloisons en forme de Y donnant chacune un tube criblé et deux cellules annexes. Quand il s'est fait ainsi un rang de tubes criblés en dedans des premiers, les cellules plus internes se mettent à fonctionner comme assise génératrice et donnent des tissus nouveaux aux dépens desquels vont s'épaissir les faisceaux criblés.

Trapa natans (fig. 25, Pl. XIII). — Très près du sommet de la racine, la stèle présente trois cellules assez également espacées qui restent plus grandes que les autres (v, fig. 25); entre ces trois cellules, on en voit trois autres qui rapide-

ment atteignent une taille comparable aux premières. Dès lors, l'aspect de cette racine est tout à fait particulier. Elle possède une stèle fort étroite, dans laquelle six grandes cellules séparées l'une de l'autre par deux assises de conjonctif circonscrivent entre elles une douzaine de cellules. Ces grandes cellules sont elles-mêmes séparées de l'endoderme par une assise péricyclique (*p*).

En dehors des six grands éléments, toutes les cellules de la stèle ont même forme et même taille, et l'écorce présente la sériation radiale avec méats quadrangulaires, si caractéristique chez les plantes aquatiques. De ces six grandes cellules, trois sont les cellules mères des premiers tubes criblés ; les trois autres alternes sont les futurs vaisseaux (*v*). On peut dès lors reconnaître les cellules mères à ce que leur angle externe est intercalé entre deux cellules du péricycle, tandis que les futurs vaisseaux ont d'ordinaire trois cellules péricycliques superposées à leurs faces externes. En raison de la facilité que l'on a à suivre les cellules mères des premiers tubes criblés dans leurs différentes phases, cette plante est tout à fait recommandable pour l'étude du développement des tubes criblés.

Au moment du cloisonnement des cellules mères, la coiffe possède six assises concentriques dont l'interne est en voie de dédoublement. Après ce cloisonnement, tous les éléments de la stèle, à l'exception des trois vaisseaux (*v*), ont à peu près la même taille. Les premiers tubes criblés ont généralement la forme typique, mais, quelquefois, ils peuvent être pentagonaux par suite de changement dans la direction du cloisonnement, ou par suite de modifications subies après leur formation. La taille de ces tubes est un peu supérieure à celle des cellules voisines, quand ils ont acquis leur différenciation maximum, ce qui a lieu au niveau où la coiffe présente trois assises concentriques.

Circæa lutetiana. — Tout d'abord l'assise périphérique se confond avec les autres cellules de la stèle qui présentent seulement une taille plus grande dans la région centrale.

Quelque temps après, les cellules de l'assise péricyclique grandissent un peu plus que les autres. Les premiers tubes criblés naissent en dedans de cette assise par le cloisonnement régulier de leurs cellules mères. Ils ont la forme et la disposition typiques; leur taille est inférieure à celle de leurs cellules annexes; ils acquièrent la différenciation maximum quand la coiffe n'a plus qu'une seule assise. Le nombre des premiers tubes est assez variable ; il y en a d'ordinaire deux pour chaque faisceau libérien. Dans une coupe, par exemple, deux faisceaux présentent chacun deux premiers tubes séparés l'un de l'autre par les deux cellules annexes; le troisième faisceau présente deux tubes séparés par cinq cellules libériennes, tandis que le quatrième faisceau n'a encore qu'un seul tube criblé ; ce tube a d'ailleurs une forme pentagonale et sa cellule sœur est accolée à sa face interne.

Les cellules voisines des cellules annexes se divisent pour donner de nouveaux tubes criblés et les assises génératrices se mettent ensuite à fonctionner.

HALORAGACÉES. — *Gunnera scabra.* — La stèle présente très près du sommet deux sortes de cellules, les unes presque rondes, disséminées parmi les autres qui sont polygonales et plus petites. En dedans de l'assise péricyclique dont les cellules grandissent un peu plus que les autres cellules de la stèle, se trouvent les cellules mères qui donnent naissance aux premiers tubes criblés par un cloisonnement assez irrégulier. Parfois la cloison est inclinée à 45° sur le plan diamétral et le tube qui en résulte a la forme losangique, mais plus souvent la cloison a une direction différente et le tube formé est pentagonal. Sur une coupe prise comme exemple, deux premiers tubes criblés sont de forme typique avec intercalation régulière entre les deux cellules péricycliques et les deux cellules annexes, tandis que six sont de forme pentagonale. Tous ces tubes, lors de leur différenciation maximum, ont une taille assez grande, dépassant celle de leurs cellules

annexes. C'est vers la base de la coiffe, quand celle-ci n'a plus qu'une seule assise, qu'a lieu leur différenciation maximum.

Puis l'endoderme présente sur ses cellules un cadre d'épaississement qui devient de plus en plus marqué; les cellules de l'assise péricyclique, de taille à peu près égale à celle des cellules endodermiques, forment une couronne claire autour de la stèle où se voient les grandes cellules rondes plus ou moins régulièrement disséminées, les premiers tubes criblés et la masse des cellules encore non différenciées.

Ultérieurement, les premiers tubes criblés sont comprimés par la formation d'éléments qui prennent naissance en dedans d'eux et parmi lesquels se différencient de nouveaux tubes criblés. En outre, dans la région centrale, certaines cellules se mettent à se cloisonner pour former des tubes criblés et leurs cellules annexes. Ce cloisonnement se fait deux fois successivement en forme de Y comme nous l'avons déjà rencontré plusieurs fois. Comme ces cellules cloisonnées en Y se trouvent séparées plus tard des formations périphériques par les tissus résultant du fonctionnement de l'assise génératrice, il en résulte que ces nouveaux tubes criblés semblent appartenir à une région toute différente. C'est d'ailleurs à ces tubes criblés ainsi formés qu'on a donné des noms particuliers tirés de la région où on les observe à l'état de complet développement.

Mélastomacées. — *Melastoma cymosa.* — L'assise péri cyclique a ses cellules un peu plus grandes que les autres cellules de la stèle et assez semblables à celles de l'endoderme. Ces dernières sont plus grandes et allongées dans le sens radial, ce qui se rencontre rarement.

En dedans de l'assise péricyclique demeurée simple, les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent à la façon habituelle. Sur cinq premiers tubes correspondant à autant de faisceaux libériens équidistants, on trouve par exemple deux tubes ayant la forme losangique et l'interca-

lation typique, tandis que les trois autres ont une forme différente. Quelquefois la cellule sœur est accolée à la face interne du tube et présente une forme rectangulaire ou pentagonale. La taille des premiers tubes criblés est égale ou inférieure à celle des cellules qui les entourent.

Souvent de part et d'autre du premier tube il se fait un autre tube criblé, au contact de l'assise péricyclique ; mais ce dernier peut ne pas se développer. En tout cas, sa forme est d'ordinaire irrégulière et son écartement du premier est variable, car il se trouve quelquefois très près du futur vaisseau.

Araliacées. — *Hedera Helix.* — Au voisinage du sommet, l'assise périphérique est formée de cellules dont la taille est deux fois plus grande que celle des autres cellules de la stèle. Certaines de ces cellules péricycliques se cloisonnent très obliquement, détachant un de leurs angles externes pour donner naissance au canal sécréteur qui existe dans le péricycle de cette plante. Ce cloisonnement se fait en quatre points équidistants; dans les régions intermédiaires, les cellules péricycliques se dédoublent par une cloison tangentielle; il y a souvent quatre cellules contiguës se dédoublant ainsi. C'est en dedans de ces cellules dédoublées que se développent les premiers tubes criblés. Ces tubes s'intercalent par leur angle externe entre deux cellules de l'assise péricyclique interne et acquièrent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe présente trois assises concentriques. Parfois les cellules péricycliques externes se dédoublent à leur tour et le premier tube est séparé de l'endoderme par trois assises péricycliques. Souvent une seule des cellules superposées au premier tube criblé se dédouble ainsi. Chaque premier tube est de taille assez grande ; sa forme est d'ordinaire pentagonale et tend à s'arrondir un peu en se différenciant.

Plus tard, en dedans de ce premier tube, il se fait d'ordinaire un second tube criblé séparé du premier par une cellule libérienne, et, de part et d'autre de ce second tube,

un nouveau tube criblé apparaît peu après, séparé du second par une cellule libérienne. Ensuite l'assise placée en dedans de ces nouveaux tubes se met à fonctionner comme assise génératrice et les cellules produites par ce fonctionnement présentent bientôt le double cloisonnement en Y qui produit un tube criblé et ses cellules annexes. Ces cellules mères sont tantôt côte à côte, tantôt plus ou moins éloignées l'une de l'autre. Par ce mode de formation, le faisceau libérien acquiert une épaisseur de plus en plus grande.

PITTOSPORACÉES. — *Pittosporum tenuifolium* (fig. 26, Pl. XIV). — La stèle est homogène, mais l'assise péricyclique est néanmoins bien distincte des assises corticales qui ont leurs cellules aplaties dans le sens radial. Çà et là les cellules péricycliques se dédoublent par une cloison tangentielle, puis commence à se montrer le cloisonnement qui donne naissance aux cellules sécrétrices, en même temps qu'apparaît le cadre subéreux des cellules de l'endoderme. La différenciation du cadre subéreux endodermique est déjà très accusée au niveau où la coiffe présente deux assises concentriques, et c'est l'exemple le plus précoce que nous ayons rencontré de la différenciation de l'endoderme. A ce moment, on ne peut encore constater aucune différenciation tant du faisceau ligneux que du faisceau libérien. C'est en face des cellules péricycliques dédoublées que se montrent les premiers tubes criblés lors de leur différenciation maximum. Ils sont pentagonaux et leur taille est notablement supérieure aux autres éléments libériens ; leur angle externe est intercalé entre deux cellules péricycliques. Le dédoublement des cellules péricycliques superposées aux tubes criblés n'est pas constant ; ainsi, l'une des cellules (*p*) est demeurée simple, tandis que l'autre est dédoublée.

ERICACÉES. — *Arctostaphylos Uva-ursi* (fig. 27, Pl. XIV). — L'assise péricyclique entoure le reste de la stèle qui est homogène et constitué par des cellules de plus petite taille. En dedans se différencient aux dépens de leurs cellules mères les premiers tubes criblés qui possèdent d'ordinaire la forme

typique avec intercalation régulière. Il y a souvent cinq premiers tubes équidistants correspondant à autant de faisceaux libériens ; parfois il y en a six pareillement équidistants et représentant l'ébauche de six faisceaux libériens. Sur une coupe prise comme exemple, trois tubes criblés (t, fig. 26) ont la forme typique, tandis que les deux autres ont une forme pentagonale (*t*'). Pendant longtemps, l'assise péricyclique (*p*) demeure simple; puis, lors de la différenciation maximum des premiers tubes criblés, on la voit se cloisonner en certains points. Ainsi, sur la même coupe, une des cellules qui emboîtent un tube criblé se dédouble, le même dédoublement se produit pour un autre tube criblé, et aucun dédoublement n'a lieu en dehors des trois autres tubes criblés.

Ultérieurement, après la différenciation des vaisseaux du bois, les cellules placées de part et d'autre des cellules annexes se divisent pour donner naissance à de nouveaux tubes criblés.

PRIMULACÉES. — *Primula officinalis.* — La stèle présente un aspect assez homogène. Dans sa région centrale, les cellules possèdent bien une taille un peu plus grande, mais l'assise péricyclique ne diffère des autres par aucune différence dans la forme et dans la taille de ses cellules.

Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent pour produire les premiers tubes qui sont nombreux et disposés plus ou moins régulièrement. Leur forme est quadrangulaire avec intercalation typique, mais souvent cette forme est modifiée par suite de changement dans la direction de la cloison de la cellule mère. Le nombre des premiers tubes est variable avec la grosseur de la racine considérée. Dans l'exemple choisi, il y a vingt premiers tubes criblés inégalement espacés, tantôt séparés par deux cellules seulement, tantôt par sept et huit ; leur taille est petite, leur forme est le plus souvent losangique, mais parfois aussi pentagonale et hexagonale.

Çà et là, quelques cellules péricycliques superposées aux

tubes criblés se dédoublent par une cloison tangentielle; mais ce dédoublement se fait irrégulièrement et il n'y a qu'un petit nombre de premiers tubes criblés qui soient séparés de l'endoderme par deux assises.

Les cellules situées en dedans des cellules annexes, à leur contact, se cloisonnent plus tard et donnent de nouveaux tubes criblés; généralement, trois cellules en dedans de chaque premier tube criblé se comportent ainsi; il en résulte un petit îlot formé de tubes criblés et de cellules annexes. Ces éléments sont de taille plus petite que les autres et se distinguent par ce caractère. Comme les cellules mères de ces nouveaux tubes criblés étaient de même taille que leurs voisines et que les éléments ainsi formés ne s'accroissent pas après le cloisonnement, on peut longtemps distinguer le contour qui a été celui de la cellule mère, lequel contour enferme un tube criblé et deux cellules annexes séparées par un cloisonnement en Y.

En dedans de ces îlots criblés se différencient les vaisseaux qui se montrent disposés suivant une ligne circulaire plus ou moins régulièrement continue.

Auricula ursi (fig. 28, Pl. XIV). — La stèle est également formée de cellules de même taille au début et bien limitée de l'écorce par la disposition en séries radiales des cellules corticales. En dedans de l'assise péricyclique, les cellules mères donnent naissance aux premiers tubes criblés qui ont la forme losangique et la disposition régulière. Ces tubes (*t*) présentent leur différenciation maximum vers la base de la coiffe : leur nombre est très variable ; on en trouve quatre dans une racine, par exemple, et dix dans une autre. Les cellules péricycliques superposées aux premiers tubes criblés se dédoublent souvent par une cloison tangentielle, mais ici aussi ce dédoublement est loin d'être constant.

En s'adressant à des racines de faible diamètre, on trouve une assise péricyclique (*p*) qui demeure simple dans toute son étendue, en même temps que la forme des premiers tubes criblés est plus fréquemment losangique. Parfois

cependant le premier tube est pentagonal (t^1) et entouré vers l'intérieur par trois cellules libériennes.

Solanacées. — *Solanum nigrum*. — L'assise péricyclique se distingue du reste de la stèle par ses cellules un peu plus grandes. En dedans d'elle naissent les premiers tubes criblés par le cloisonnement assez irrégulier de leurs cellules mères. Ces tubes acquièrent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe possède une seule assise ; ils sont au nombre de trois également espacés et correspondent à autant de faisceaux libériens. En dehors des premiers tubes, le péricycle se dédouble par des cloisons tangentielles, mais ce dédoublement n'est pas régulier ; on l'observe en dehors de deux faisceaux libériens, tandis que le troisième faisceau conserve en dehors de lui une assise péricyclique indivise. La forme des premiers tubes criblés, assez variable, est rarement losangique avec disposition typique ; elle est plus souvent polygonale ; ainsi, sur la coupe choisie comme exemple, deux des premiers tubes sont pentagonaux avec angle externe inséré entre deux cellules internes du péricycle ; le troisième tube est rectangulaire, mais, au lieu d'avoir son angle externe inséré entre deux cellules péricycliques comme dans la disposition typique, il est accolé par sa face externe à la face interne d'une seule cellule péricyclique et est entouré par trois cellules libériennes correspondant à ses faces latérales et interne. La cellule péricyclique qui lui est superposée est élargie dans le sens tangentiel et non dédoublée. Les trois cellules libériennes qui entourent le tube criblé sont notablement plus grandes que les autres, ce qui constitue une particularité assez peu fréquente. Cette particularité est commune aux trois faisceaux libériens de cette racine.

Le nombre des faisceaux s'élève dans la suite à quatre et au delà par un mécanisme analogue à celui qui est réalisé dans la Vigne.

Borragacées. — *Symphytum officinale* (fig. 29, Pl. XIV). — Très près du sommet, on voit disposée en file diamé-

trale, à travers la stèle, une série de cellules qui sont plus grandes que les autres, surtout plus allongées suivant ce diamètre; l'assise péricyclique est formée de cellules (*p*) qui, par leur taille, ressemblent plus aux cellules corticales qu'aux cellules de la stèle ; mais l'alternance, qui est très nette, facilite la distinction. Plus tard, l'aspect de la stèle change. Au-dessus de la coiffe, par exemple, on a une grande cellule axile autour de laquelle sont des cellules à peu près toutes semblables entre elles ; l'assise péricyclique a ses cellules beaucoup plus grandes que les autres.

Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent au niveau où la coiffe a environ quatre assises concentriques, mais les premiers tubes criblés atteignent leur différenciation maximum plus tard, au-dessous de la base de la coiffe. Il y a trois premiers tubes qui paraissent correspondre à deux faisceaux libériens; car ils sont très inégalement espacés. En effet, les deux tubes (t^1, t^2) sont séparés l'un de l'autre par quatre cellules seulement, tandis qu'ils sont séparés du troisième (t^3) par un grand nombre de cellules. Leur forme peut être quadrangulaire, mais elle est souvent pentagonale (t^1, t^2), parfois hexagonale (t^3). Le tube (t^1) est intercalé entre deux cellules péricycliques dont l'une est simple (*p*), tandis que l'autre est dédoublée (p, p^1). En dehors des deux autres tubes criblés, l'assise péricyclique est demeurée simple, mais les cellules contiguës aux tubes criblés sont de taille plus grande que les autres. Chacun des tubes pentagonaux est entouré vers l'intérieur par trois cellules correspondant à chacune de ses faces. Les tubes hexagonaux sont entourés de même par quatre cellules, mais, dans l'exemple représenté ici (t^3), la quatrième cellule (p^1) provient du dédoublement de la cellule péricyclique (*p*). Ces cellules, qui entourent immédiatement les tubes criblés, sont de taille plus grande que les éléments situés en dedans d'elles.

Les deux premiers tubes criblés (t^1, t^2), qui semblaient correspondre au même faisceau libérien, n'étant séparés

l'un de l'autre que par quatre cellules, s'écartent progressivement l'un de l'autre à mesure qu'on s'éloigne du sommet de la racine, et l'on a finalement trois faisceaux libériens équidistants alternes avec trois faisceaux ligneux pareillement équidistants.

CONVOLVULACÉES. — *Dichondra repens* (fig. 30, Pl. XIV). — La stèle au début présente en son centre des cellules régulièrement polygonales ; vers la périphérie elles sont plus irrégulières, plus petites et en voie de cloisonnement. L'assise péricyclique (*p*) est assez distincte ; ses cellules sont plus grandes et quelques-unes situées çà et là sont en voie de dédoublement tangentiel, mais sans qu'on puisse à ce moment trouver aucun rapport avec les premiers tubes criblés. Le cloisonnement des cellules mères des premiers tubes criblés se fait irrégulièrement. Quand on peut reconnaître par leur différenciation maximum les premiers tubes, on constate que leur forme est le plus souvent pentagonale ; parfois elle est quadrangulaire et dans ce cas (t^1) le tube peut avoir une seule face externe accolée au milieu d'une seule cellule péricyclique (*p*). Les cellules qui emboîtent vers l'intérieur les premiers tubes, au nombre de trois en général, sont aussi plus grandes que leurs voisines. Parfois les deux cellules péricycliques qui emboîtent le premier tube sont dédoublées (p', p'), mais d'autres à côté le sont aussi et le plus souvent les cellules superposées aux premiers tubes criblés demeurent simples (*p*, *p*).

Les nouveaux tubes criblés se différencient plus tard audessus de la coiffe. Tantôt c'est la cellule accolée à la face interne du premier tube qui évolue en tube criblé, tantôt c'est une des cellules placées en dedans des trois cellules entourant vers l'intérieur le premier tube qui est frappée de cloisonnement, produisant des tubes criblés et des cellules annexes.

APOCYNACÉES. — *Vinca minor*. — La stèle est homogène et les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent dans des directions différentes ; aussi les premiers tubes

criblés qui en résultent ont des formes diverses. Parfois, ils sont losangiques avec intercalation régulière, mais plus souvent ils ont une forme pentagonale irrégulière, et sont entourés par deux cellules péricycliques sur leurs faces externes et par trois cellules libériennes sur les trois autres faces. Ils présentent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe possède une seule assise ; leur taille est à peu près égale à celle des autres cellules de la stèle. L'assise péricyclique est d'ordinaire simple, mais çà et là on voit une ou deux des cellules superposées aux tubes criblés se dédoubler par une cloison tangentielle.

C'est ensuite la cellule accolée à la face interne du premier tube qui se différencie en tube criblé et souvent une autre cellule placée à côté de la première évolue pareillement en tube criblé. Pendant que se fait cette différenciation, quelques-unes des cellules voisines se dédoublent aussi pour donner naissance à de nouveaux tubes criblés, mais leur cloisonnement n'affecte point la disposition en Y qui est si caractéristique dans beaucoup de cas.

SCROFULARIACÉES. — *Scrofularia nodosa.* — La stèle au début est assez uniforme, quoique les cellules de la région centrale soient un peu plus grandes ; le contour est irrégulier dans sa forme. L'assise péricyclique est bien distincte parce que ses cellules plus grandes offrent un allongement radial assez marqué. Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent d'assez bonne heure et, comme ce cloisonnement n'est pas très régulier, on ne peut guère reconnaître les premiers tubes criblés avant leur différenciation maximum qui a lieu au niveau où la coiffe est réduite à une seule assise. La disposition de ces premiers tubes est elle-même irrégulière. En général, il apparaît deux premiers tubes criblés pour chaque faisceau libérien et ces deux tubes sont séparés l'un de l'autre par deux ou plusieurs cellules. Parfois un faisceau libérien présente trois premiers tubes criblés qui possèdent en même temps leur différenciation maximum. Sur une coupe prise

pour exemple, l'un de ces trois tubes est séparé du médian par une seule cellule, tandis que l'autre en est séparé par deux cellules. Pendant que se fait la différenciation des premiers tubes criblés, les cellules du péricycle se dédoublent vis-à-vis de certains de ces premiers tubes et demeurent simples vis-à-vis des autres, ce qui augmente encore l'irrégularité de leur disposition. Il semble d'ailleurs que le nombre des faisceaux n'est pas indiqué dès le début, car plus tard il est plus élevé. Ainsi, dans l'exemple choisi, il y a, lors de la différenciation maximum, neuf premiers tubes disposés en quatre groupes ; sur des coupes plus âgées, on trouve sept îlots ligneux alternes avec sept îlots libériens.

Labiées. — *Lamium album* (fig. 31, Pl. XIV). — L'assise péricyclique (*p*) est bien distincte du reste de la stèle par la grandeur de ses cellules. Dans sa région centrale, la stèle est formée de cellules de taille moyenne assez régulières, tandis que dans sa région périphérique, en dedans du péricycle, elle est formée de cellules petites et irrégulières.

Les cellules mères des premiers tubes criblés se divisent par une cloison inclinée à 45° sur le plan diamétral et les premiers tubes auxquels elles donnent naissance ont la forme et la disposition typique (*t*). Parfois la direction de la cloison de la cellule mère est changée ; alors le premier tube qui en résulte a une forme pentagonale (t^1) et sa disposition peut être variable. Dans chaque faisceau libérien il se fait au contact du péricycle deux premiers tubes criblés séparés l'un de l'autre par deux, trois ou quatre cellules libériennes. Tantôt le péricycle demeure simple en dehors des tubes criblés, tantôt il se dédouble. D'ailleurs le nombre des faisceaux libériens varie beaucoup ; il y en a d'ordinaire trois ou quatre ou cinq.

Ensuite la plupart des cellules situées en dedans des premiers tubes criblés se mettent à se cloisonner et l'on peut encore distinguer les cellules mères des nouveaux tubes criblés à leur cloisonnement en Y. Ces cellules mères sont irrégulièrement disposées, tantôt isolées, tantôt groupées

au nombre de deux ou trois côte à côte, mais toujours séparées de l'endoderme par deux ou trois assises.

Dans de grosses racines, les faisceaux libériens, au nombre de quatre par exemple, paraissent avoir toutes leurs cellules transformées en cellules mères de tubes criblés, c'est-à-dire présentant le cloisonnement en Y si caractéristique.

Il y a dans cette racine une tendance à la multiplication des éléments, qui s'exagère d'ordinaire avec une augmentation de son diamètre. Nous avons vu que le péricycle se dédouble plus ou moins complètement par le cloisonnement tangentiel de ses cellules ; les cellules annexes présentent aussi des dédoublements et il en est de même parfois des cellules mères des tubes criblés. Ainsi, çà et là on rencontre un premier tube criblé résultant d'un recloisonnement et qui se trouve par suite intercalé entre deux cellules annexes dont l'une est accolée à sa face externe et l'autre à sa face interne. Dans ce cas, le premier tube criblé de forme rectangulaire ne touche pas le péricycle ; il en est séparé par sa cellule sœur.

Stachys longiflora. — Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent en dedans de l'assise péricyclique unique, au niveau où la coiffe présente quatre assises concentriques. Le cloisonnement de ces cellules mères est très régulier, les tubes formés sont losangiques et symétriquement intercalés entre les deux cellules péricycliques et les deux cellules annexes. Cette racine peut être choisie comme exemple pour observer le mode de formation typique des premiers tubes criblés. La différenciation maximum se produit au niveau où la coiffe ne présente plus que deux assises concentriques. A ce niveau, les cellules péricycliques ont une taille supérieure à celle des autres cellules de la stèle et même des cellules corticales internes. La taille des premiers tubes criblés est plus petite que celle des cellules qui les avoisinent ; ils sont au nombre de six correspondant à autant de faisceaux libériens. Ces faisceaux

paraissent bien délimités dès le jeune âge par la taille et la forme de leurs éléments.

CUCURBITACÉES. — *Cucurbita Pepo* (fig. 33, Pl. XIV). — La stèle est assez homogène ; les cellules du pourtour, un peu plus grandes que les autres, servent de transition aux cellules corticales internes. De très bonne heure, plusieurs cellules disposées irrégulièrement en files radiales deviennent beaucoup plus grandes que les autres cellules stéliques. Ce sont les futurs vaisseaux du bois (*v*, fig. 33). Les premiers tubes criblés se forment par le cloisonnement de leurs cellules mères et atteignent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe présente trois assises concentriques. La taille des premiers tubes est un peu inférieure à celle des cellules voisines. Leur forme est généralement typique avec intercalation régulière entre deux cellules péricycliques et deux cellules annexes. Cependant, la forme demeurant quadrangulaire, la disposition varie assez souvent. C'est ainsi que, sur une coupe possédant quatre premiers tubes criblés, il y en a deux qui ont la disposition typique, tandis que les deux autres sont rectangulaires et ont leur face externe accolée au milieu de la face interne d'une cellule péricyclique. Vers l'intérieur, ces tubes sont entourés par trois cellules libériennes correspondant à leurs trois autres faces. Au moment de la différenciation maximum, les cellules de l'assise péricyclique (*p*) ont acquis une taille plus grande que les autres cellules de la stèle et elles sont demeurées simples. Autour de chaque premier tube criblé les cellules se cloisonnent, mais ce cloisonnement ne présente pas d'orientation particulière.

De part et d'autre du premier tube, il se fait bientôt un autre tube criblé séparé de lui par deux cellules ou par une seule. Ces nouveaux tubes se forment à la façon des premiers; leur forme est quelquefois losangique avec intercalation régulière entre deux cellules péricycliques d'une part et deux cellules annexes d'autre part. Souvent cette forme est différente et ces tubes sont pentagonaux (t^1) ou hexagonaux (t^2).

Ils acquièrent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe a deux assises concentriques et à ce moment on a trois tubes criblés au dos de chaque faisceau libérien. Ensuite, de part et d'autre de ces trois tubes il se différencie encore un autre tube criblé qui se forme par le cloisonnement d'une cellule mère comme les précédents et présente les mêmes particularités de forme et de disposition. C'est à la base de la coiffe que ces derniers tubes présentent leur différenciation maximum. Un peu plus tard, il se fait encore un nouveau tube criblé à droite et à gauche des premiers, ce qui porte alors à sept le nombre des tubes criblés pour chaque faisceau libérien. Plus tard enfin, les autres tubes criblés qui apparaissent se trouvent situés en dedans des précédents.

On peut signaler en passant la grosseur des cribles, ce qui a fait souvent choisir cette plante pour l'étude du tissu criblé.

Caprifoliacées. — *Lonicera Periclymenum* (fig. 34, Pl. XIV). — Le contour de la stèle est irrégulier, les cellules de l'assise péricyclique (*p*) sont notablement plus grandes que les autres cellules de la stèle et ressemblent davantage aux cellules des assises corticales internes, mais l'alternance indique la limite réelle de l'écorce. Les premiers tubes criblés naissent par cloisonnement de leur cellule mère au niveau où la coiffe présente trois assises concentriques et acquièrent leur différenciation maximum au-dessus de la base de la coiffe. Ces tubes criblés, au nombre de trois, sont situés dans les points correspondant aux dépressions offertes par le contour de la stèle. Des trois tubes criblés l'un est losangique (*t*) et présente l'intercalation typique; les deux autres tubes (*t*', *t*') sont pentagonaux et leur cellule sœur (*a*) est accolée à leur face interne. Ces tubes ont une taille supérieure à celle des éléments voisins, mais bien inférieure à celle des cellules péricycliques qui les emboîtent. Le péricycle offre trois arcs formés de cellules de moyenne taille, alternes avec trois arcs formés de cellules de grande taille ; il en résulte des différences d'épaisseur du

péricycle qui ont pour effet de compenser presque complètement les dépressions de la portion de stèle entourée par le péricycle, et le contour externe de ce dernier est presque circulaire, tandis que son contour interne est des plus sinueux.

Dans une racine où le nombre des premiers tubes criblés est de deux seulement correspondant à deux faisceaux libériens, les premiers tubes se forment encore vis-à-vis de deux dépressions que présente la stèle en dedans du péricycle. En face de ces deux dépressions, les cellules péricycliques sont plus grandes et allongées dans le sens radial, ce qui a pour effet de compenser la forme en ellipse de son contour interne et de rendre presque circulaire son contour externe qui est celui de la stèle. Les deux premiers tubes dans cette racine sont d'ailleurs de forme pentagonale; leur taille est grande; la cellule sœur de l'un est quadrangulaire, l'autre est pentagonale. Le second tube criblé se différencie aux dépens de la cellule qui se trouve en dedans de la cellule sœur du premier tube et au contact immédiat de cette cellule sœur.

Valérianacées. — *Valeriana Phu* (fig. 35, Pl. XIV). — Le contour de la stèle est circulaire au début, et bien que l'assise péricyclique soit bien distincte (*p*), l'ensemble de la stèle est assez homogène. Un peu plus tard, le contour de la stèle devient hexagonal en même temps que les cellules péricycliques grossissent en s'allongeant un peu radialement. Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent pour donner naissance aux premiers tubes. Ce cloisonnement ne se produit pas suivant une direction bien constante, ce qui a pour effet de donner aux tubes ainsi formés une forme variable. Parfois le premier tube criblé a la forme typique avec disposition régulière des éléments qui l'entourent, mais souvent aussi le premier tube a une forme pentagonale et même quelquefois hexagonale avec des modifications correspondantes dans le nombre des cellules libériennes qui l'entourent. Au moment de la différenciation

maximum qui a lieu au niveau où la coiffe présente deux assises concentriques, la taille des premiers tubes criblés est un peu supérieure à celle des éléments libériens qui les entourent, tout en restant sensiblement inférieure à la taille des cellules péricycliques. Çà et là une des cellules péricycliques superposées aux tubes criblés se dédouble par une cloison tangentielle, mais ce dédoublement peut s'observer sur d'autres cellules péricycliques non contiguës aux premiers tubes criblés.

COMPOSÉES. — *Helianthus annuus* (fig. 36, Pl. XIV). — La stèle étroite est traversée diamétralement par une file de sept ou huit grandes cellules qui représentent les vaisseaux à leur début.

L'assise péricyclique est formée de quatre arcs dont deux à cellules de moyenne taille alternes avec les deux autres où les cellules sont de taille plus grande. Les deux arcs péricycliques formés de grandes cellules sont superposés en leur milieu à la file diamétrale des futurs vaisseaux. L'assise péricyclique offre une alternance très nette avec les assises de l'écorce, et presque aussi nette avec les autres assises de la stèle. Cette dernière alternance est mise en évidence par ce fait que beaucoup des cellules de l'assise sous-péricyclique sont en voie de division tangentielle, ou sont disposées en séries radiales avec une ou deux autres cellules plus internes. Cet aspect est bien visible au voisinage du sommet de la racine, car un peu plus tard il se modifie beaucoup, ainsi que le montre la figure 36, qui représente cette racine au moment de la différenciation maximum des premiers tubes criblés.

Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent et la direction de leur cloisonnement est presque tangentielle; il en résulte que les tubes ainsi formés ont une forme pentagonale. Quelquefois cependant la direction de la cloison est inclinée à 45° sur le plan diamétral et le tube est quadrangulaire avec intercalation typique.

Les premiers tubes criblés apparaissent d'ordinaire au

nombre de quatre situés deux par deux vis-à-vis des arcs péricycliques à cellules petites. Les deux premiers tubes d'un même côté correspondent à un seul faisceau libérien, et ces deux tubes peuvent être plus ou moins éloignés l'un de l'autre. D'ordinaire, ils sont séparés par deux cellules, mais parfois on trouve quatre et cinq cellules libériennes entre eux.

Dans la racine qui a été représentée (fig. 36), on voit que dans les deux faisceaux libériens les tubes criblés sont séparés également par deux cellules affectant une disposition assez symétrique. Cette symétrie est récente, car un peu avant la phase de différenciation maximum, il n'y avait qu'une seule cellule entre les tubes (t^1, t^1) du faisceau libérien inférieur, et c'est pendant la différenciation maximum que cette cellule s'est divisée en deux par une cloison radiale. C'est au niveau où la coiffe possède deux assises concentriques que se voit bien la différenciation maximum. A ce niveau, la stèle a conservé un contour non circulaire ; elle présente deux arcs péricycliques à faible rayon correspondant aux faisceaux criblés, et deux arcs péricycliques à rayon plus grand, correspondant aux faisceaux ligneux, ces arcs étant réunis par des portions péricycliques à peu près rectilignes. Si l'on ajoute que le diamètre correspondant aux faisceaux libériens est toujours un peu plus grand que le diamètre correspondant aux faisceaux ligneux, on aura donné une description détaillée et exacte de la forme de la stèle dans cette plante. Il est bien entendu que cette forme est plus ou moins accusée suivant la racine considérée, mais elle demeure toujours assez caractéristique.

Plus tard, un peu au-dessus de la base de la coiffe, on voit parfois un troisième tube criblé acquérir sa différenciation maximum ; ce tube est losangique et séparé de son voisin par une seule cellule. Tous ces premiers tubes, au contact de l'assise péricyclique, sont notablement plus petits que les cellules qui les séparent les uns des autres.

Ce n'est que beaucoup plus tard, au niveau de la région

pilifère, que les cellules placées en dedans des cellules annexes commencent à se diviser pour donner naissance à de nouveaux tubes criblés.

Imperatoria Ostrutium. — La structure de cette racine étant généralement ternaire, la stèle est traversée de bonne heure par trois files rayonnantes équidistantes formées de cellules plus grandes correspondant aux trois faisceaux ligneux. La périphérie de la stèle offre un aspect tout à fait spécial. Il y a trois plages correspondant aux trois faisceaux ligneux formées de deux sortes de cellules : les unes, deux ou trois fois plus grandes que les autres, d'aspect régulièrement piriforme, à pointe tournée vers l'extérieur. Ces grandes cellules piriformes sont au nombre de six à neuf, et les plus grandes d'entre elles occupent la région moyenne de chaque plage. Entre les pointes de deux cellules piriformes voisines se trouve une cellule petite et pentagonale avec angle interne plus ou moins arrondi. Entre les deux plus grandes cellules piriformes, il y a deux de ces cellules pentagonales qui laissent entre elles et les deux cellules piriformes un méat quadrangulaire, tandis que les autres laissent entre elles et les cellules piriformes un méat triangulaire. Ces méats sont les canaux sécréteurs péricycliques qui donnent un aspect tout à fait particulier à la racine de cette plante.

Les cellules mères des premiers tubes criblés se cloisonnent au niveau où la coiffe possède quatre assises concentriques, et les tubes criblés qui prennent naissance acquièrent leur différenciation maximum au niveau où la coiffe présente encore deux assises concentriques. Le cloisonnement des cellules mères ne présente pas une direction constante; aussi la forme des premiers tubes criblés ne diffère guère de celle des autres cellules de la stèle ; il en est de même de leur taille.

C'est d'ordinaire la cellule située immédiatement en dedans de la cellule accolée à la face interne du premier tube qui évolue plus tard pour donner un second tube criblé.

Achillea Millefolium. — L'assise péricyclique est distincte du reste de la stèle par ses cellules plus grandes et régulièrement polygonales. Les premiers tubes criblés naissent par le cloisonnement de leurs cellules mères, mais, ce cloisonnement ne s'effectuant pas d'une manière constante, les tubes qui en résultent ont même forme et même taille que les cellules voisines ; il y a trois de ces premiers tubes également espacés et correspondant à autant de faisceaux libériens.

RÉSUMÉ

Les résultats de cette étude peuvent être résumés dans des conclusions semblables à celles qui nous ont été fournies par la racine des Monocotylédones.

1° Dans toutes les racines de Dicotylédones que nous avons étudiées, il se forme des premiers tubes criblés qui peuvent être suppléés par d'autres tubes criblés ou bien, plus rarement, subsister seuls.

2° Ces premiers tubes criblés se forment par le cloisonnement d'une cellule mère qui donne le tube criblé et sa cellule sœur.

A. Quand la cloison qui divise la cellule mère est inclinée de 45° sur le plan diamétral passant par l'axe du tube criblé, ce dernier prend une forme losangique tout à fait caractéristique (*Ranunculus*, *Lamium*, *Auricula*, etc.).

B. Quand la cloison de séparation est tangentielle, le tube criblé est pentagonal et il est superposé à sa cellule sœur de façon très régulière (*Raphanistrum*, *Trapa*, etc.).

C. Enfin, quand cette cloison est orientée différemment, le tube criblé détaché ne prend aucun aspect spécial, et on ne peut le reconnaître sûrement que quand il acquiert sa différenciation maximum (*Vitis*, *Geranium*, etc.).

EXPLICATION DES PLANCHES

EXPLICATION DES FIGURES.

e = endoderme.	*t* = tube criblé.
p = péricycle.	*a* = cellule sœur du tube criblé.
p' = cellule péricyclique interne.	*a'* = cellule annexe du tube criblé.

PLANCHE XI

Fig. 1. — *Ranunculus repens.* — Coupe transversale d'une racine menée très près du sommet; *m*, cellule mère d'un premier tube criblé; m^1, cellule mère qui vient de se diviser par la cloison *c*, encore très mince, pour donner un tube criblé *t* et sa cellule sœur *a*; m^2, cellule mère divisée depuis un temps plus long, aussi la cloison *c* est plus épaisse que la précédente; m^3, cellule mère divisée plus anciennement encore, le tube criblé s'est placé symétriquement entre la cellule sœur *a*, et la cellule annexe *a'*; *b*, b^1, parois du tube criblé et de sa cellule sœur provenant de la paroi primitivement droite de la cellule mère. G. 280.

Fig. 2. — Même coupe à un état plus avancé; t^1, tube criblé pentagonal entouré de trois cellules libériennes; t^2, tube criblé hexagonal entouré de quatre cellules libériennes. G. 200.

Fig. 3. — Un seul faisceau de la coupe précédente montrant la disposition typique du premier tube criblé et de son entourage. G. 500.

Fig. 4. — Coupe longitudinale de la même racine faite dans la région de la coiffe où les premiers tubes criblés présentent leur différenciation maximum; *c*, crible avec ses ponctuations. G. 600.

Fig. 5. — *Urtica urens.* — Le faisceau libérien placé en haut possède trois tubes criblés t^1, le faisceau inférieur montre déjà cinq tubes criblés t^1 bien différenciés. G. 175.

Fig. 6. — *Casuarina tenuissima.* — *f*, faisceau libérien en face duquel trois cellules péricycliques sont dédoublées; f^1, faisceau en face duquel une cellule péricyclique *p* demeurée simple sépare les cellules péricycliques dédoublées; f^2, faisceau qui présente deux cellules péricycliques dédoublées; f^3 faisceau présentant une seule péricyclique dédoublée. G. 300.

Fig. 7. — *Piper futo-catsira.* — *t*, tube criblé typique; t^1, t^2, tubes criblés pentagonaux; t^3, tube criblé hexagonal. G. 175.

Fig. 8. — *Rumex acetosa.* — a^1, cellule annexe offrant une grande taille. G. 175.

PLANCHE XII

Fig. 9. — *Polygonum Bistorta.* — *a*, cellule sœur de forme carrée. G. 175.

Fig. 10. — *Banksia verticillata.* — t^1, tube criblé de forme pentagonale. G. 190.

Fig. 11. — *Quercus polymorpha.* — *p''*, cellule provenant d'un second dédoublement du péricycle. G. 175.

Fig. 12. — *Juglans regia.* — t^1, tube criblé pentagonal; *p'*, le péricycle dédoublé forme çà et là trois assises *p*, *p'*, *p''*. G. 175.

Fig. 13. — *Caltha palustris.* — t^1, tube criblé pentagonal ; t^2, tube criblé hexagonal. G. 175.
Fig. 14. — *Helleborus niger.* — Une seule cellule péricyclique est dédoublée *p'*. G. 175.
Fig. 15. — *Hibiscus Trionum.* — t^1, tube criblé quadrangulaire accolé au milieu de la face interne d'une cellule péricyclique. G. 175.
Fig. 16. — *Passiflora triloba.* — t^1, tube criblé pentagonal ; t^2, tube criblé hexagonal. G. 175.

PLANCHE XIII

Fig. 17. — *Ricinus communis.* — t^1, tube criblé pentagonal allongé radialement ; t^2, t^4, tubes criblés pentagonaux à cellule sœur *a* régulièrement superposée. G. 175.
Fig. 18. — *Raphanus sativus.* — *a'*, cellule annexe de grande taille ; t^1, tube criblé pentagonal. G. 175.
Fig. 19. — *Geranium reflexum.* — *v*, futur vaisseau. G. 175.
Fig. 20. — *Faba vulgaris.* — t^1, tube criblé pentagonal ; t^2, tube criblé hexagonal. G. 270.
Fig. 21. — *Fragaria vesca.* — t^1, tube criblé pentagonal ; t^2, tube criblé hexagonal. G. 175.
Fig. 22. — *Vitis rupestris.* — t^1, tube criblé pentagonal ; *p*, cellule péricyclique demeurée simple. G. 270.
Fig. 23. — *Onothera fruticosa.* — t^1, tube criblé pentagonal ; f^1, f^3, faisceaux possédant deux tubes criblés. G.. 175.
Fig. 24. — *Epilobium hirsutum.* — t^1, tube criblé pentagonal ; t^2, tube criblé typique isolé. G. 175.
Fig. 25. — *Trapa natans.* — *v*, futur vaisseau ; t^1, tube criblé pentagonal ; *é'*, assise sus-endodermique avec méats caractéristiques. G. 175.

PLANCHE XIV

Fig. 26. — *Pittosporum tenuifolium.* — *s*, canal sécréteur ; t^1, tube criblé pentagonal. G. 200.
Fig. 27. — *Arctostaphylos Uva-ursi.* — t^1, tube criblé pentagonal ; t^2, tube criblé hexagonal. G. 175.
Fig. 28. — *Auricula ursi.* — t^1, tube criblé pentagonal. En dehors des tubes criblés, aucune différenciation de la stèle. G. 270.
Fig. 29. — *Symphytum officinale.* — t^1, t^2, tubes criblés pentagonaux ; t^3, tube criblé hexagonal. G. 175.
Fig. 30. — *Dichondra repens.* — t^1, tube quadrangulaire ; t^2, tube pentagonal. G. 175.
Fig. 31. — *Lamium album.* — Le péricycle est partiellement dédoublé en face des faisceaux ligneux. G. 175.
Fig. 32. — *Kiggelaria africana.* — t^1, tube criblé pentagonal ; t^2, tube criblé hexagonal. G. 175.
Fig. 33. — *Cucurbita Pepo.* — t^1, tube criblé pentagonal ; t^2, tube criblé hexagonal. G. 175.
Fig. 34. — *Lonicera Periclymenum.* — t^1, tube criblé pentagonal. G. 175.
Fig. 35. — *Valeriana Phu.* — t^1, tube criblé pentagonal. G. 175.
Fig. 36. — *Helianthus annuus.* — t^1, tube criblé pentagonal. G. 175.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Recherches sur les Lenticelles, par M. H. Devaux.................... 1
Du rôle des Laticifères, par M. L. Gaucher.......................... 241
Recherches sur les faisceaux bicollatéraux, par M. J. Baranetzky.... 261
Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Dicotylédones, par M. G. Chauveaud.......................... 333

TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I à VI. — Structure des Lenticelles.
Planches VII à X. — Origine et développement des faisceaux internes.
Planches XI à XIV. — Mode de formation des tubes criblés de la racine.
Figures dans le texte 1 à 7. — Lenticelles diverses.
Figures dans le texte 1 à 9. — Laticifères.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

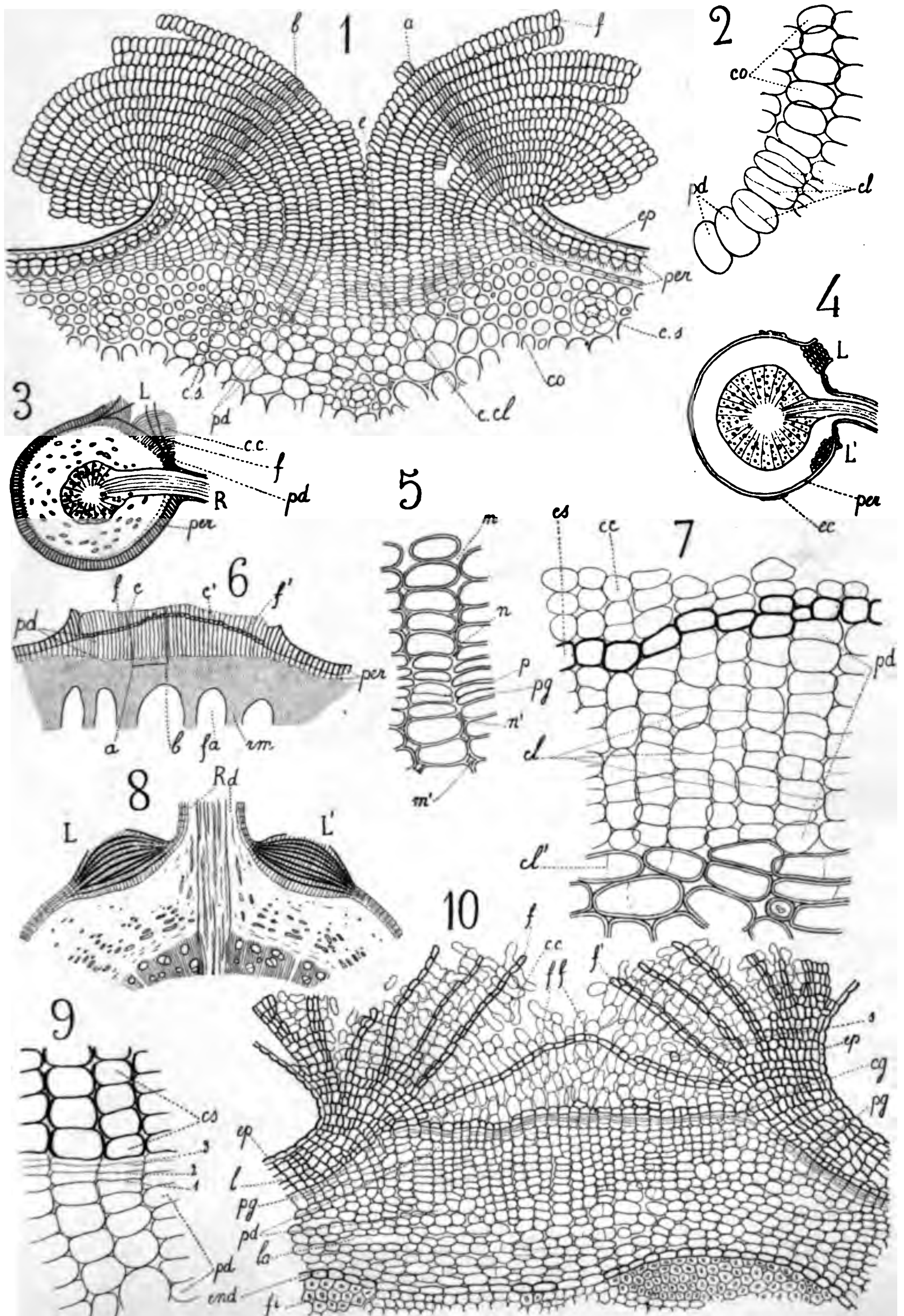
BARANETZKY (J.). — Recherches sur les faisceaux bicollatéraux....... 261

CHAUVEAUD (G.). — Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Dicotylédones........................ 333

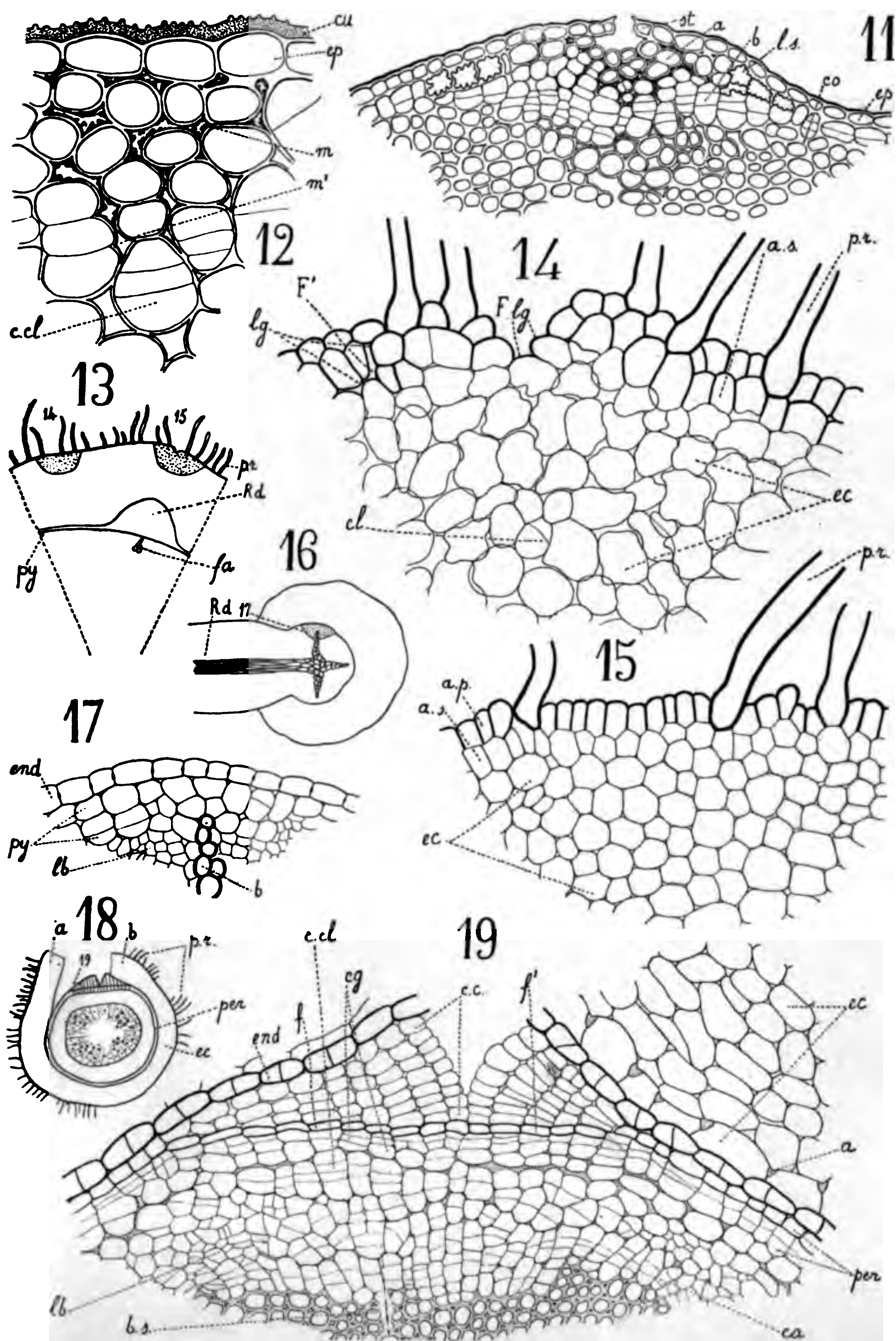
DEVAUX (H.). — Recherches sur les Lenticelles..................... 1

GAUCHER (L.). — Du rôle des Laticifères........................... 241

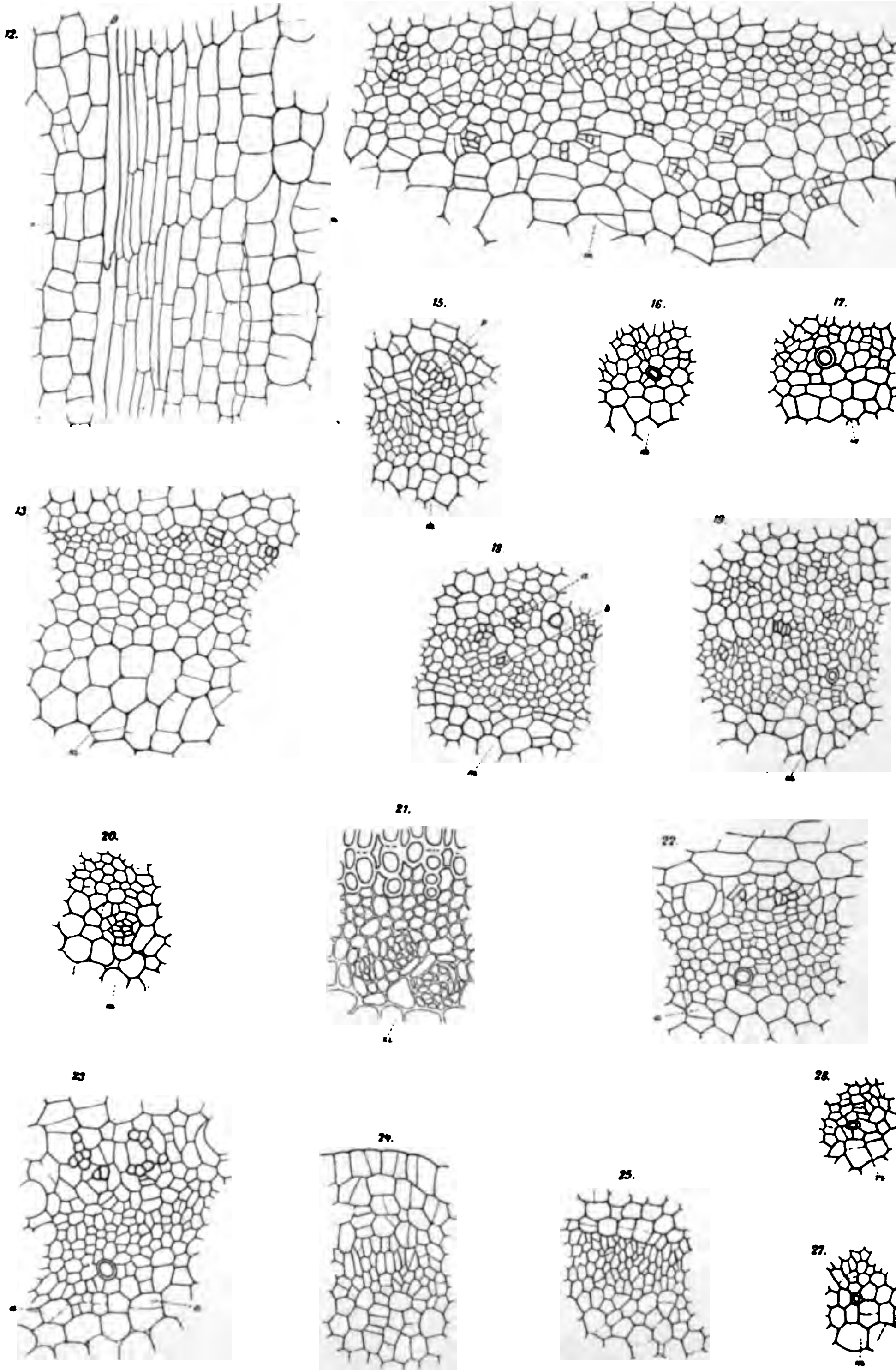
CORBEIL. — Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.



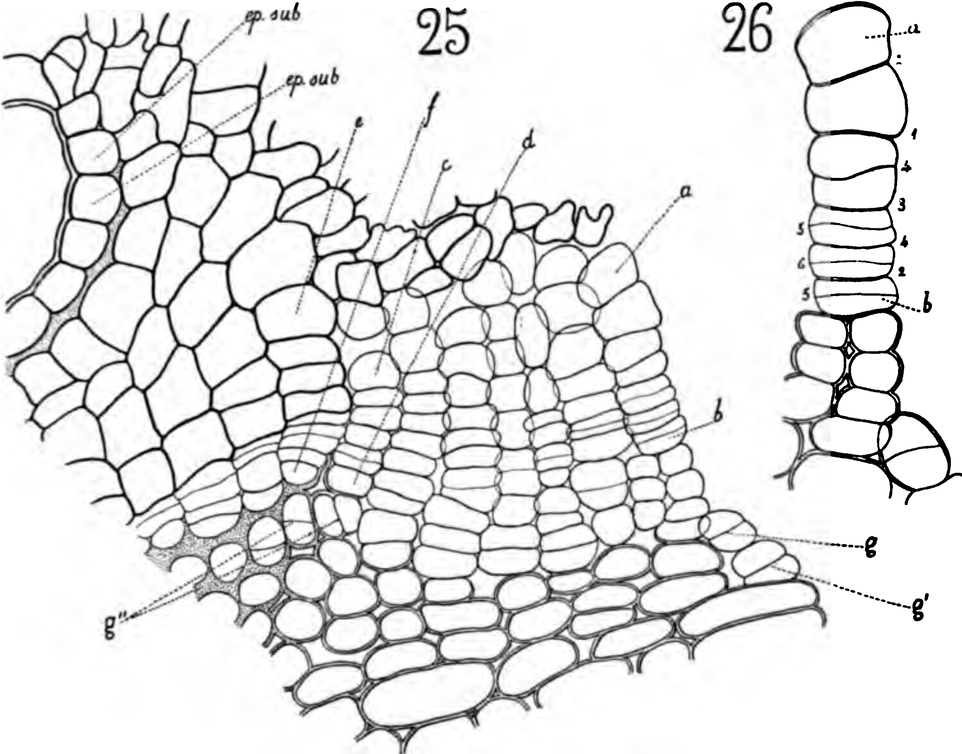
H. Devaux, del. Hérincq, lith.

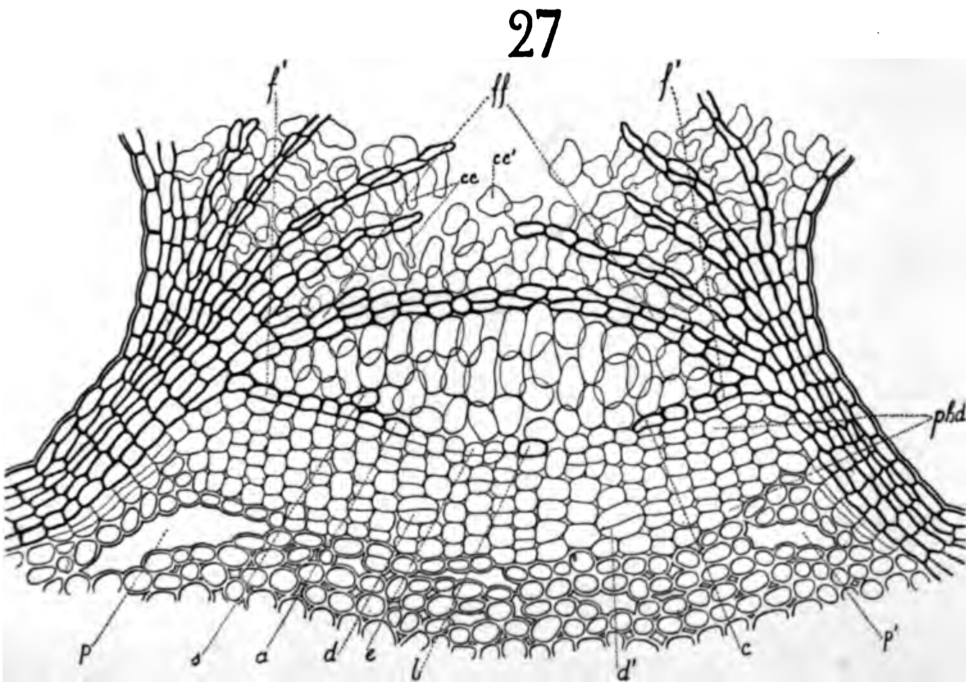


H. Devaux, del. Hérincq, lith.

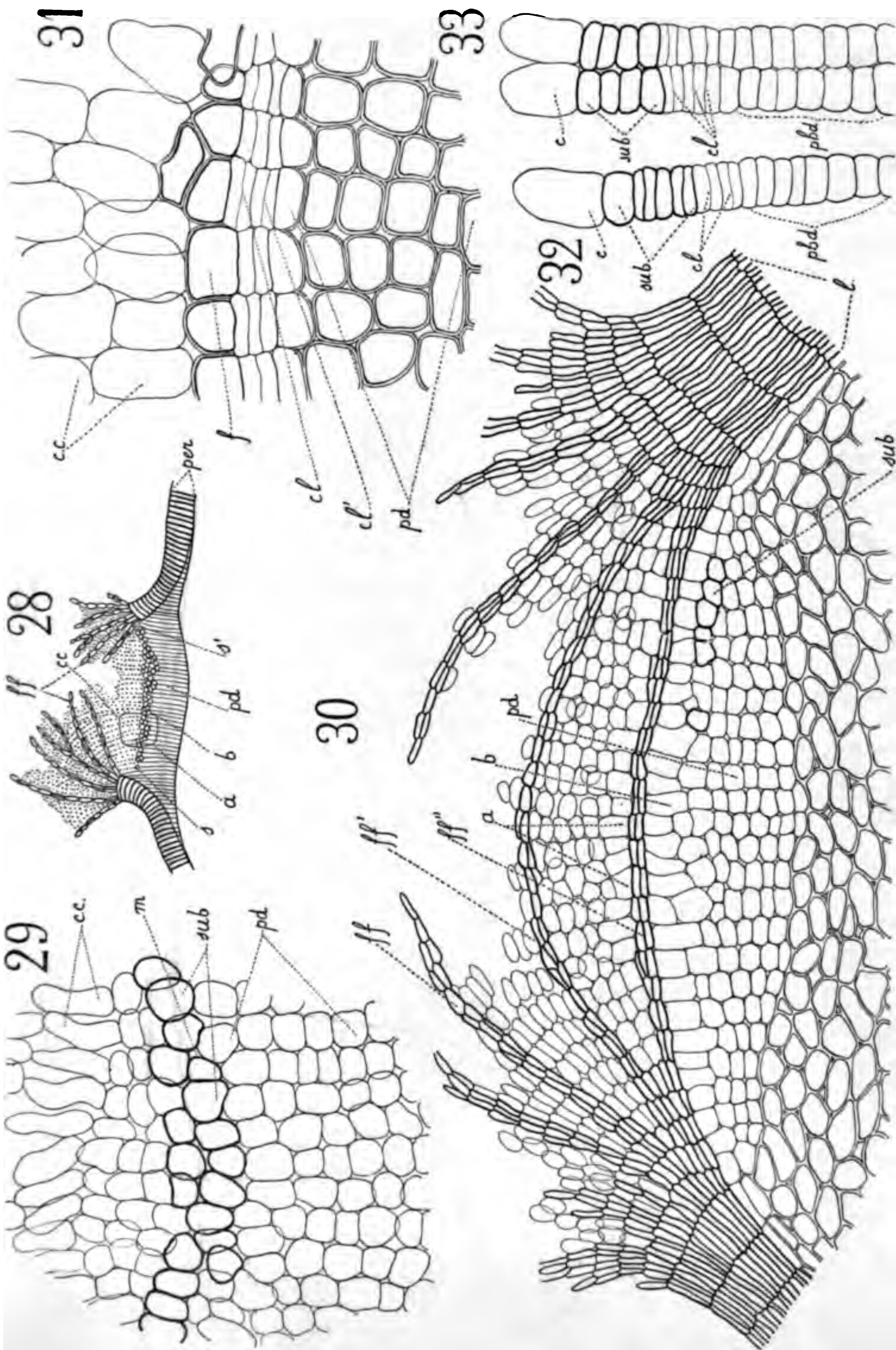


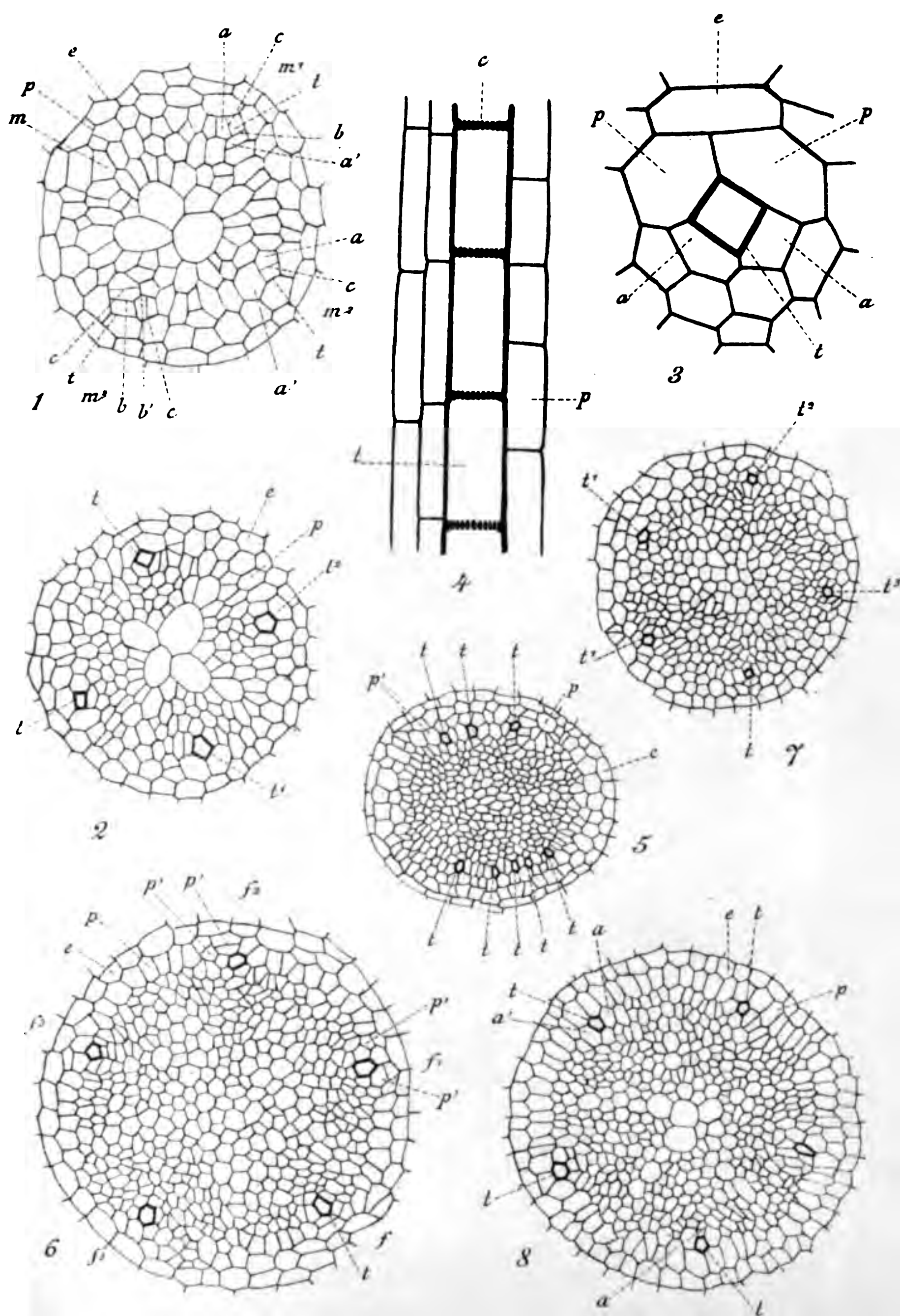
Masson et Cie, édit.



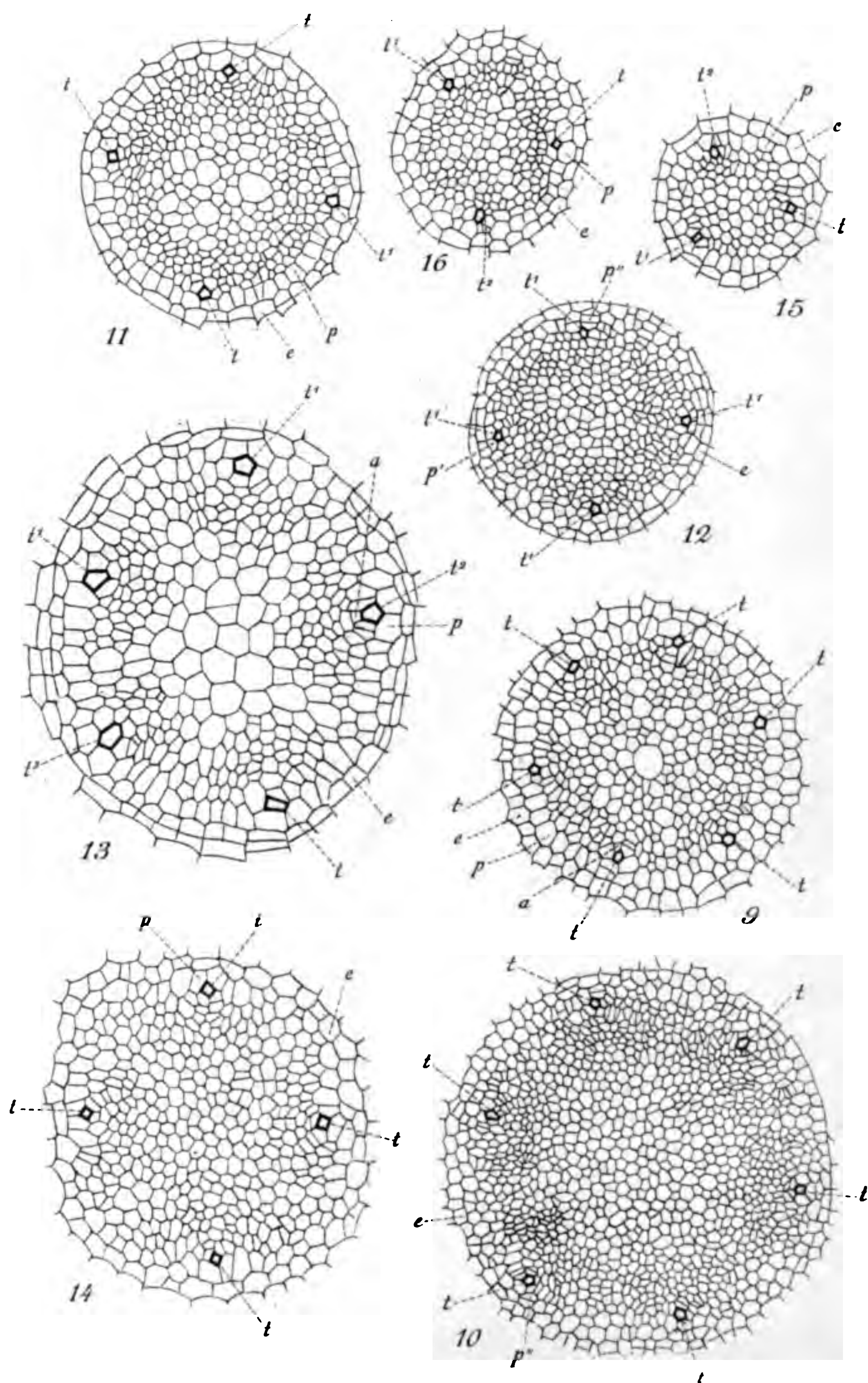


H. Devaux, del. Bérincq, lith.


29
28
30
31
32
33
cc
m
sub
pd
ff
per
b'
b
a
ff'
ff''
f
cl
cl'
c
pbd
l

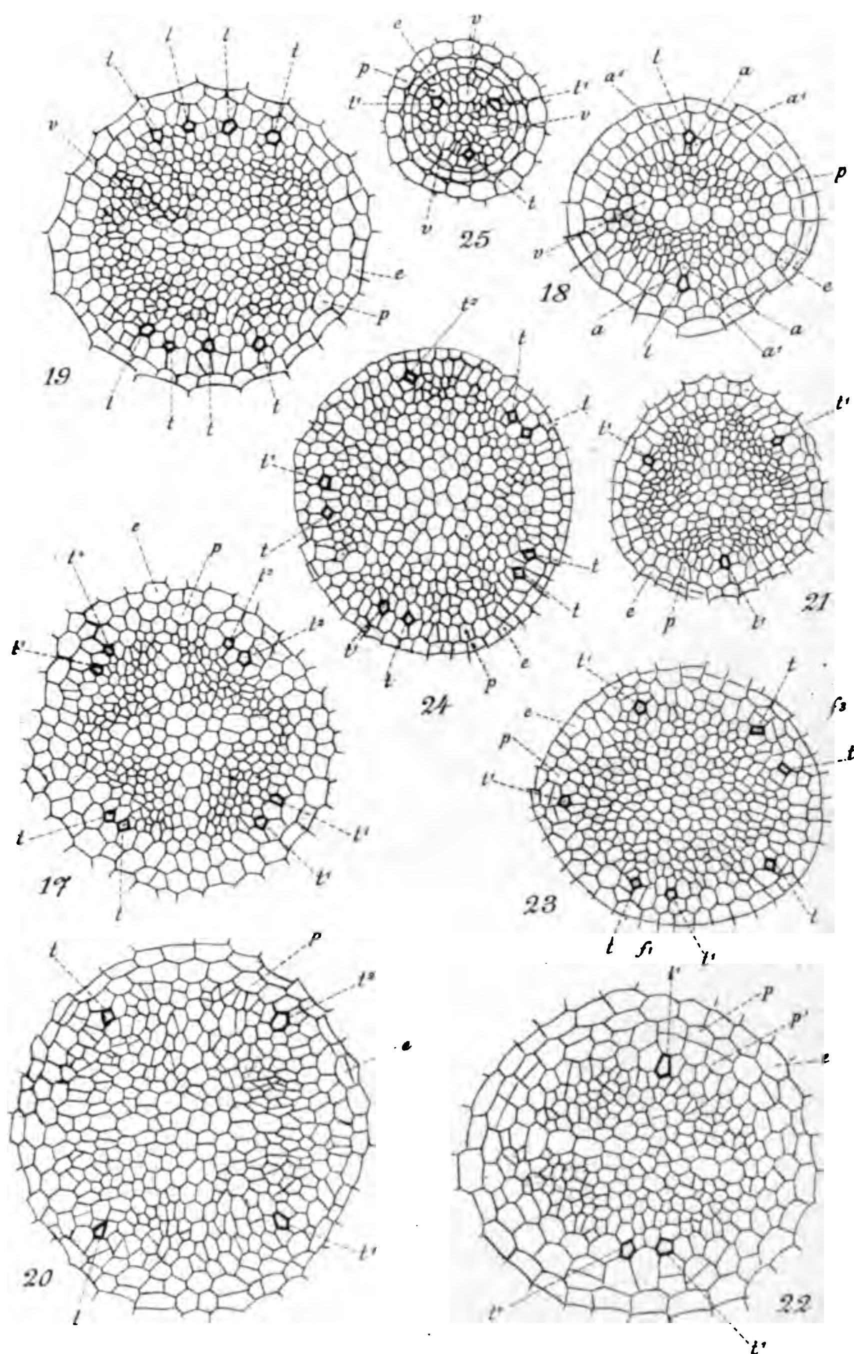


G. Chauveaud phot. Impries Lemercier Paris. Benard sc.
Masson et Cie, Éditeurs.



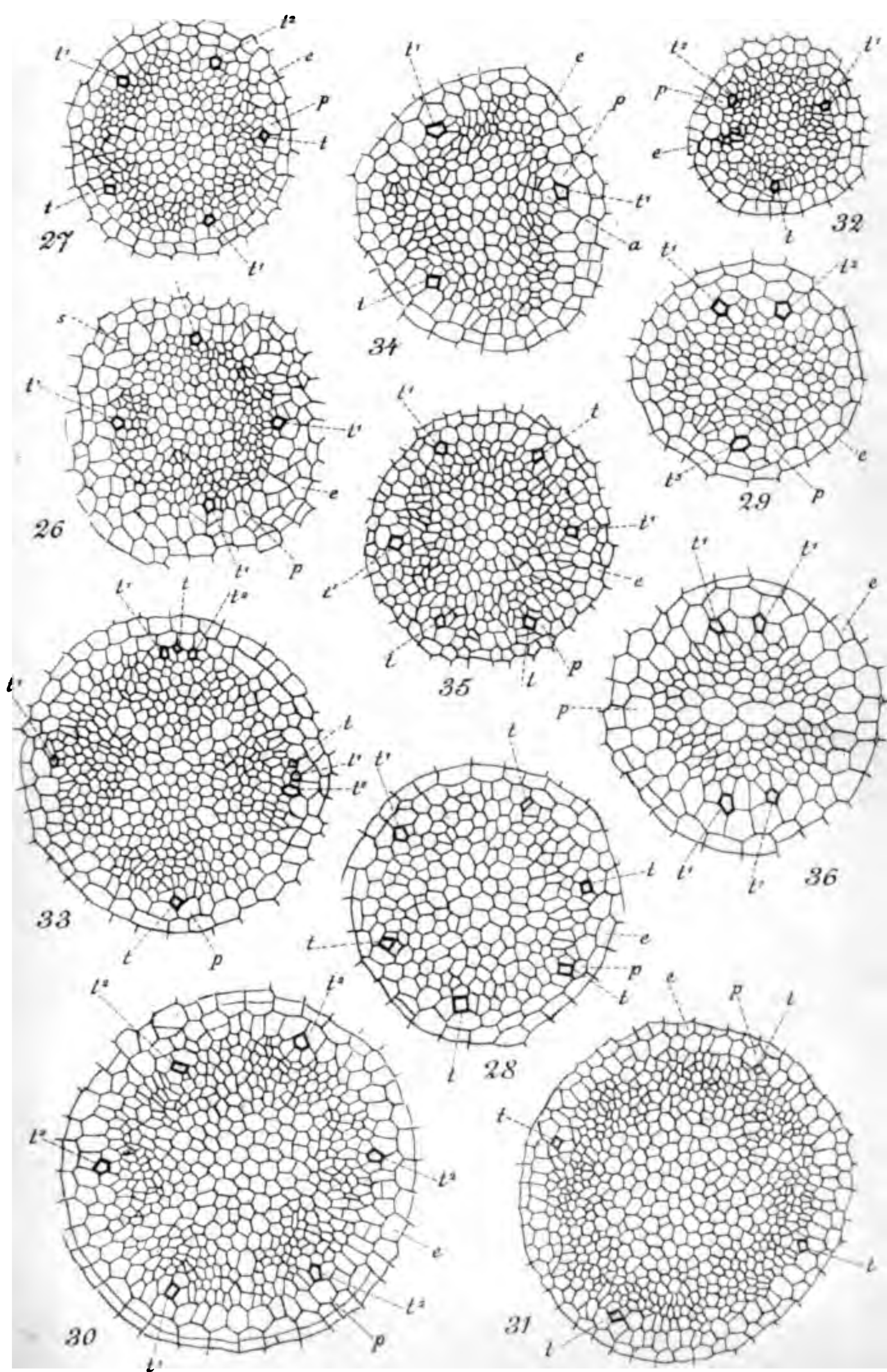
G. Chauveaud phot. Impies Lemercier, Paris. Benard sc.
Masson et Cie, Editeurs





G. Chauveaud phot. Impr. Lemercier. Paris Benard sc.

Masson et Cie, Editeurs.



G Chauveaud phot. Impr. Lemercier, Paris. Benard sc.
Masson et Cie Editeurs.

MASSON et Cie, Éditeurs, 120, Boulevard Saint-Germain, P

La Géographie

BULLETIN

DE LA

Société de Géograp

PUBLIÉ TOUS LES MOIS PAR

le Baron HULOT — Secrétaire général de la Société

et M. Charles RAB — Secrétaire de la Rédactio

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 AOUT

Saint-Yves. — Notes sur la distribution des plantes en Sibérie et dans l'Asie centrale (*av dans le texte*).

A. A. Fauvel. — L'œuvre géographique de la mission de Zi-ka-wei.

Comte de Léontieff. — Exploration des provinces équatoriales d'Abyssinie (*avec 3 figu texte et une carte hors texte*).

Foa. — Coupe de l'Afrique équatoriale, du sud-est au nord-ouest (*Zambèze-Congo*) (*avec 8 le texte et une planche hors texte*).

Mouvement Géographique. — La Géographie à l'Exposition. Le lac Ladoga au point de vue (*avec 2 figures dans le texte*). Exploration du Dr Sven-Hedin en Asie centrale. La convent espagnole du 27 juin 1900 (*avec 2 figures dans le texte*). Les sources du Congo. Afriq allemande. Le chemin de fer de l'Ouganda. L'expédition Moore. Mission Nieuwenhuis da centrale de Bornéo. Découverte d'un flotteur de l'expédition Andrée.

Bibliographie.

Actes de la Société de Géographie.

Chronique des Sociétés françaises de Géographie.

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 SEPTEMBRE

L. Le Chatelier. — Le bassin minier du Niari (*avec 2 cartes dans le texte*).

G. Delbrel. — De Fez à l'Oranie à travers le pays des Ghiata (*avec 1 carte hors texte*).

* * * — Les études géographiques à Madagascar.

Eguet. — Le climat de la Suède, d'après Ekholm (*avec 4 cartes dans le texte*).

Mouvement Géographique. — La géographie à l'Exposition. La capture du haut Danube par le R graphie de la Serbie méridionale. Récentes publications officielles sur la Chine. L'Egyp Nouvelle carte du Cameroun. Voyage de M. Créqui-Montfort dans le Chaco et la Bolivie orientale (*dans le texte*). Explorations chiliennes en Patagonie. Nouvelle exploration océanograph Fridtjof Nansen.

La Géographie aux Congrès de l'Exposition.

Actes de la Société de Géographie. — Réception de M. Foureau (avec 1 carte de l'itinéraire mission Foureau-Lamy).

PRIX DE L'ABONNEMENT ANNUEL :

Paris : 24 francs. — Départements : 26 francs. — Étranger : 28 francs. — Prix du numéro : 2

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Du rôle des Laticifères, par L. GAUCHER 241

Recherches sur les faisceaux bicollatéraux, par M. J.-BARANETZKY 261

Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Dicotylédones, par M. G. CHAUVEAUD 333

Table des Matières contenues dans le tome XII 395

Table des Planches et des Figures dans le texte 395

Tables des Articles par noms d'auteurs 396

TABLE DES PLANCHES

et des Figures dans le texte

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planches VII à X. — Origine et développement des faisceaux internes.

Planches XI à XIV. — Mode de formation des tubes criblés dans la racine.

Figures dans le texte 1 à 9. Laticifères.

[illegible] — [illegible]